Vergleichend-morphologische und physiologisch-funktionelle Untersuchungen an Augen beutefangender Insekten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Adolf Zänkert
aus Frankfurt (Oder).

Tag der Promotion: 16. Oktober 1939.
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938.

1939.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

N 58

Vergleichend-morphologische und physiologisch-funktionelle Untersuchungen an Augen beutefangender Insekten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Adolf Zänkert
aus Frankfurt (Oder).

Tag der Promotion: 16. Oktober 1939.
Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1938.

1939.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

Referenten:

Prof. Dr. C. R. Boettger.
Prof. Dr. F. Seidel.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. **Einleitung und Fragestellung** 6

B. **Material und Technik** 7

C. **Anatomisch-morphologische Untersuchungen der Facettenaugen räuberischer Insekten** (Orthopteren, Odonaten, Dipteren, Coleopteren, Hymenopteren und Rhynchoten) . . . . . 11[1])

I. Bauplan.

a) Allgemeines 11

b) Anatomie des Ommatidiums 11

c) Pigmentierung 12

d) Optische Ganglien 13

II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe 13

b) Binokulares Sehen 16

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld 17

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke 18

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang 18

D. **Physiologisch-funktionelle Untersuchungen** 48

I. Biologische Beobachtungen.

a) Freilandstudien 48

b) Beobachtungen im Laboratorium 55

II. Vorversuche zur Ermittlung der beim Beutefang leitenden Sinnesorgane an *Mantis religiosa* L., *Dytiscus marginalis* L. und *Nepa cinerea* L.

a) Chemische Reizung 56

1. Reaktion normaler Tiere 56

2. Reaktion geblendeter Tiere 58

3. Reaktion antennen- bzw. palpenloser Tiere 59

b) Taktile Reizung 60

1. Das Verhalten normaler Tiere 60

2. Das Verhalten geblendeter Tiere 63

3. Das Verhalten von Tieren mit teilweise oder ganz exstirpierten Raubbeinen (*Nepa cinerea* L.) 64

1) Die Seitenzahlen des Teiles C beziehen sich nur auf Orthopteren. Die entsprechenden Kapitel über Odonaten, Dipteren usw. sind in der oben angeführten Reihenfolge dem Text zwischen S. 18—48 zu entnehmen.

Seite

c) Optische Reizung 65
1. Das Verhalten normaler Tiere 65
2. Das Verhalten geblendeter Tiere 67

III. Versuche an einem sich rein optisch orientierenden Raubinsekt (*Mantis religiosa* L.)

a) Versuche zur Feststellung der Funktion einzelner Augenteile 68
1. Lackierung dorsaler Augenpartien 68
2. Lackierung ventraler Augenpartien 69
3. Lackierung medial-frontaler Partien 70
4. Lackierung lateral-frontaler Partien 71

b) Versuche zur Beurteilung des Binokularsehens 72
1. Lackierung eines medial-frontalen Augenteiles 72
2. Lackierung eines Gesamtauges 73

c) Besprechung der Versuchsergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Entfernungslokalisation 75

E. Vergleich der Sehverhältnisse sämtlicher untersuchter Typen . . 78

F. Zusammenfassung 84

G. Literatur 89

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548011_0088

A. Einleitung und Fragestellung.

Durch die Untersuchungen Portillos ist es erst in neuester Zeit gelungen, eine vergleichend-morphologische Betrachtung von Augentypen und Bauplänen der Vertreter verschiedenster Insektenordnungen zu erzielen. Die Untersuchungen, die sich sowohl auf Tag- wie auf Nachttiere, Pflanzen- wie Fleischfresser unter den Insekten erstrecken, bringen eine Fülle wertvoller Erkenntnisse und Möglichkeiten. Vor allem bringen sie uns bezüglich der Baupläne und Gestalttypen von Appositions- und Superpositionsaugen wesentlich Neues, das „unsere Kenntnisse über die anatomische und physiologische Eigenart beider Augentypen vortrefflich ergänzt" (Portillo).

Wie schon erwähnt, untersuchte Portillo Tiere der verschiedensten Ordnungen mit z. T. extremsten Augenbauplänen und zwar nach rein morphologischen Gesichtspunkten. Es ist nun wichtig, eine Reihe von Vertretern systematisch recht verschiedener Insektenordnungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt vergleichend zu untersuchen. Gewählt wurde der Nahrungserwerb carnivorer Insekten durch Raub bezw. Beutefang, denn, wie bekannt, ist das Räuber-Beute-Verhältnis in der gesamten Tierwelt das verbreitetste und tritt in den mannigfaltigsten Variationen auf. Zugleich stellt es durch reizvolle Verteilung von Nahrungsspezialisierung, verschiedensten Jagdweisen der Räuber und Lebensführungen innerhalb der Biozönose eines der interessantesten Kapitel der Biologie dar.

In den folgenden Untersuchungen soll nun eine größere Anzahl von Fragen beantwortet oder einer Klärung näher gebracht werden, von denen die Mehrzahl hauptsächlich im zweiten, d. h. physiologischen Teil behandelt ist. Die Fragen lauten:

1. Welche von den untersuchten Ordnungen und Arten werden beim Beutefang nicht optisch geleitet und welche Sinnesorgane greifen in diesem Falle ersetzend ein?

2. Schließt eine Wahrnehmungsart die andere aus, oder sind diese der Wirksamkeit nach hintereinander gestaffelt?

3. Kommt bei einem optisch geleiteten, beutefangenden Insekt diese Art der Lebensweise in der Morphologie und Physiologie der Sehorgane zum Ausdruck, und wenn dies der Fall ist, wie?

4. Inwieweit ist ein optisch geleitetes Insekt (*Mantis religiosa* L.) bei partieller oder ganzer Lackierung eines oder beider Augen noch in der Lage, Beute zu machen?

5. Sehen optisch geleitete Räuber wie *Mantis religiosa* L. tatsächlich binokular?

6. In welchem Verhältnis stehen demnach Stelle schärfstens Sehens, binokulares Sehfeld und Entfernungslokalisation zueinander?

7. Besteht nach allem überhaupt eine Aehnlichkeit oder Parallelität im Augenbauplan optisch geleiteter, raubender Vertreter der sechs untersuchten Insektenordnungen und worin besteht sie?

Für die Ueberlassung des Themas, viele wertvolle Hinweise und Ratschläge besonders auch betreffs der Materialbeschaffung danke ich Herrn Prof. Dr. C. R. Boettger bestens. Desgleichen möchte ich Herrn Prof. Dr. Seidel für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Zool. Inst. Berlin und das gezeigte freundliche Interesse meinen Dank aussprechen. Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. Ramme, Zool. Museum Berlin und Herrn Dr. H. Kahmann, München, für Ratschläge und Materialbeschaffung.

B. Material und Technik.

Aus der Art der Fragestellung ergibt es sich, daß eine stattliche Anzahl von Insekten untersucht werden mußte. Dies geschah in anatomisch-morphologischer, und soweit es möglich war, auch in physiologisch-funktioneller Hinsicht. Das Material, dessen Beschaffung nicht immer ganz leicht war, wurde mit Ausnahme der Mantiden, die in der Hauptsache aus Rovigno und Neapel bezogen wurden, in der Nähe von Berlin und Frankfurt (Oder) gesammelt. Es gelangte, abgesehen von einigen afrikanischen, in Alkohol aufbewahrten Mantisarten, nur frisches Material zur Bearbeitung. Es wurden die Vertreter folgender Ordnungen und Familien geschnitten und untersucht:

Ordnung Orthoptera, Familie Mantidae.

Eremiaphila moreti Bol.
Tenodera superstitiosa F.
Polyspilota aeruginosa Sauss. & Cehntn.
Sphodromantis bioculata Burm.
Mantis japonica Sauss.
Mantis religiosa L.

Ordn. Odonata, Fam. Calopterygidae.

Calopteryx splendens Harr.

Fam. Agrionidae.

Agrion puella L.

Fam. Aeschnidae.

Aeschna cyanea Müll.

Fam. Libellulinae.

Sympetrum flaveolum L.

Ordn. Diptera, Fam. Asilidae.

Laphria gibbosa L.
Laphria flava L.
Nomachimus chrysitis Meig.

Ordn. Coleoptera, Fam. Cicindelidae.

Cicindela silvatica L.

Fam. Carabinae.

Calosoma sycophanta L.
Carabus coriaceus L.
Notiophilus biguttatus Fbr.

Fam. Dytiscidae.

Dytiscus marginalis L.
Cybister laterimarginalis L.

Ordn. Hymenoptera, Fam. Sphegidae.

Bembex rostrata L.
Mellinus arvensis L.
Psammophila hirsuta Scop.

Ordn. Rhynchota, Fam. Reduviidae.

Rhinocoris iracundus Poda.

Fam. Nepidae.

Nepa cinerea L.
Ranatra linearis L.
Naucoris cimicoides L.

Fam. Notonectidae.

Notonecta glauca L.

Die zu physiologischen Versuchen und zur Lebendbeobachtung verwendeten Tiere — es handelte sich hauptsächlich um Mantiden, Carabiden, Dytisciden und Wasserwanzen — ließen sich sämtlich gut halten. Die Mantiden wurden einzeln in kleine Terrarien gegeben, um ein gegenseitiges Verwunden bezw. Auffressen zu vermeiden. Im Spätherbst wurde die nötige Temperatur durch Bestrahlung mit 40-Watt-Tischlampen erzielt. Die Tiere saßen dann gern mit der Bauchseite nach oben an den Gazedeckeln und legten auch hier ihre Eikokons ab. Gefüttert wurde mit Fliegen, Mehlwürmern und Schaben. Zu Versuchszwecken wurden die Tiere in einen 60×35 cm messenden Kasten gesetzt, dessen Boden und Wandflächen mit weißem, in cm-Abständen liniertem Papier ausgekleidet waren, und der von drei 60-Wattlampen beleuchtet wurde. Zur Augenlackierung wurde zuerst schwarzer Eisen- bezw. Emaillelack verwendet; später indessen nur Spirituslack, der sehr schnell trocknet und mit Leichtigkeit wieder abgenommen werden kann, ohne daß eine Schädigung des Auges stattfindet, wie es bei Lackierung mit Eisenlack der Fall war.

Die Carabiden wurden in entsprechenden Terrarien gehalten und mit Fliegenpuppen, Mehlwürmern und Regenwürmern gefüttert. Es wurde stets darauf geachtet, daß den Tieren die nötige Feuchtigkeit zukam.

Dytisciden und Wasserwanzen wurden einzeln oder paarweise in Aquarien verschiedenster Größe untergebracht, die reichlich mit Wasserpflanzen besetzt waren. Als Nahrung dienten Schabefleisch, Mehlwürmer, Libellenlarven, Küchenschaben und Regenwürmer. Die Versuche wurden in den Wohnaquarien oder in großen, unbepflanzten Becken bei hellem Tageslicht unmittelbar am Fenster, oder aber bei Beleuchtung von zwei 60-Watt-Tischlampen durchgeführt.

Die Fixierung der Köpfe wurde in Carnoy-Gemisch vorgenommen und dauerte 15—20 Minuten. Nach dem Entwässern erfolgte die Ueberführung in Cedernholzöl und von da in 60-gradiges Paraffin, wo das Objekt 3—5 Tage blieb. Infolge der außerordentlichen Härte und Sprödigkeit des Chitins der meisten Arten und der Kleinheit der Objekte (Nepiden) gestaltete sich das Schneiden recht schwierig, zumal bestimmte Schnittrichtungen mit möglichst vollständigen Schnittbildern erzielt werden mußten. Ein Erweichen mit Diaphanol erwies sich als nicht sehr zweckmäßig, da bei längerem Verweilen die feinen Gewebe zerstört

wurden, bei kurzer Einwirkung indessen keine wesentliche Chitinerweichung stattfand. Es wurde schließlich die von Baumgärtner angegebene Methode verwandt, die im wesentlichen darin besteht, daß die Schnittfläche des Paraffinblocks vor jedem Schnitt mit 2%iger Celloidinlösung überstrichen wird. Nach dem relativ schnell erfolgenden Trocknen hielten die Schnitte gut zusammen. Sie wurden einzeln mit der Pinzette abgenommen und konnten, nachdem zur Vermeidung des Abschwimmens der gesamte Objektträger in 0,5%ige Celloidinlösung getaucht worden war, in normaler Weise weiterbehandelt werden. Soweit diese Methode sich als nicht ausreichend erwies (Odonaten, Asiliden, Sphegiden), wurde die reine Alkoholcelloidinmethode verwandt, die nach wochen- bezw. monatelangem Ueberführen vom 2%igen Celloidin in 8%iges zu brauchbaren Ergebnissen führte.

Zur Färbung wurden Delafieldsches Hämatoxylin mit nachfolgender Differenzierung in Pikrofuchsin und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain herangezogen. Celloidinschnitte wurden z. T. aus dem Alc. 96% in Terpineol überführt, wo sie bis zur endgültigen Entwässerung und Aufhellung blieben. Es folgten dann Ueberführen in Xylol und Einschließen in Kanadabalsam. Soweit Entpigmentierung gebraucht wurde, genügte die bekannte Henningsche Flüssigkeit nach der Zusammensetzung 100 ccm Alc. 80%, 50 ccm Glyzerin und 4 ccm Salpetersäure. Die Schnittdicke bewegte sich entsprechend der Größe der Objekte zwischen 5 und 40 μ.

Betreffs der Schnittrichtung wird auf die Ausführungen von Portillo hingewiesen, der an Hand einer Skizze Horizontal-, Sagittal-, Tangential-, und Frontalschnitte näher erklärt. Die rechnerische Auswertung, d. h. Messung der Längen- und Winkelverhältnisse, wurde nur an einwandfreien Schnitten direkt in der mikroskopischen Projektion oder unter Zugrundelegung so entstandener Zeichnungen vorgenommen.

Die Werte für die Facettenanzahl der einzelnen Augen wurden in folgender Weise gewonnen. Zuerst wurde die Cornea des zu behandelnden Komplexauges unter dem Binokular sehr sorgfältig abpräpariert und anschließend in Kalilauge durch Kochen gut mazeriert. Nachdem sie die nötige Weichheit erlangt hatte, wurde sie plangelegt, was teilweise (bei stark gewölbten Augen) nur durch sehr feine Einschnitte oder vorsichtig vorgenommenes Einreißen zu erzielen war. Nach der Wasserentziehung

und dem Ueberführen in Xylol erfolgten dann das Einschließen in Kanadabalsam und die Auswertung in der mikroskopischen Projektion. Durch direktes Auszählen der Facetten oder rechnerische Auswertung der auf Koordinatenpapier umrissenen Fläche der planliegenden Cornea, die wegen der wechselnden Größe der Facetten in möglichst viele auszuzählende Quadrate eingeteilt werden mußte, wurde versucht, relativ genaue Werte zu erzielen.

C. Anatomisch-morphologische Untersuchungen der Facettenaugen räuberischer Insekten.

Orthopteren: Mantiden.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Bereits Johannes Müller, der Gründer der Theorie vom musivischen Sehen, hat sich mit der Untersuchung des Mantisauges befaßt und schon 1826 in seinem berühmt gewordenen Buche „Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes" eine Analyse dieses Auges in Cornea, Kristallkegel, Sehfasern, Pigment und Sehnerv vorgenommen. Seit der Zeit hat es an Nachuntersuchungen über diesen Gegenstand nicht gefehlt; es sollen im folgenden jedoch nur die Ausführungen R. Hesses (1908), Zimmermanns (1913) und aus neuester Zeit (1936) die Arbeit von Toshihiko Yamanoûti über Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. berücksichtigt werden. Besondere Erwähnung verdient vor allem die letztgenannte Arbeit, da hier erstmalig der Versuch gemacht wird, genaue Angaben über Anzahl der Facetten in den verschiedensten Entwicklungsstadien zu erzielen.

Die vorliegenden Untersuchungen erstrecken sich in der Hauptsache auf eine Analyse des Sehens von *Mantis religiosa* L., da diese den Typ eines beutefangenden Vertreters aus der Ordnung der Orthopteren am treffendsten verkörpert. Neben *Mantis religiosa* L. wurden vergleichsweise noch folgende Arten geschnitten und teilweise näher untersucht:

Eremiaphila moreti Bol. — *Sphodromantis bioculata* Burm.
Tenodera superstitiosa F. — *Mantis japonica* Sauss.
Polyspilota aeruginosa Sauss. et Cehntn.

b) Anatomie des Ommatidiums.

Das Ommatidium, d. h. das Einzelglied des euconen Facettenauges von *Mantis religiosa* L. zeigt folgenden Bau. An die aus

zwei verschieden färbbaren Schichten bestehende Cornea schließt sich proximal der Kristallkegel an, der seinerseits von vier Zellkernen, den Kristallkegelzellkernen oder Semperschen Kernen abgeschieden wird. Diese liegen im allgemeinen zwischen Cornealinse und Kristallkegel. Mit den stattlich entwickelten Kristallkegeln schließt dann der dioptrische Apparat ab, und es folgt nun der lichtrezipierende Teil. Er besteht wie bei den meisten Insekten auch bei den Mantiden und speziell bei *Mantis religiosa* L. aus acht Retinazellen, von denen die siebente und besonders die achte rudimentären Charakter aufweisen, und infolge ihrer Kleinheit nur auf sehr dünnen Schnitten deutlich erkennbar sind. Die Anordnung der Sehzellen ist kranzförmig; sie sind also so gelagert, daß sich das von ihnen abgeschiedene Rhabdomer mit denen der anderen zum Rhabdom vereinigt. Weiter proximal findet dann das Gesamtommatidium seinen Abschluß durch die Basalmembran, die von den zuführenden Nervenbündeln durchsetzt wird.

c) Pigmentierung.

Da das Mantisauge einem ausgesprochenen Tagtiere angehört, und den Appositionstyp vertritt, ist demzufolge für eine ausreichende optische Isolierung der einzelnen Ommen gesorgt. Dazu dienen Retina- und Irispigment, von denen das letztgenannte wieder in Haupt- und Nebenpigment (jedes Ommatidium besitzt einen eigenen Kranz von Nebenpigmentzellen) zerfällt und im distalen Teile des Auges liegt, im Gegensatz zum Retinapigment, das von den im proximalen Augenteil gelegenen Retinapigmentzellen gebildet wird. Die Farbe des Iris- und Retinapigmentes ist ein dunkles Braun, das ins Violette überspielt. Außerdem findet sich noch ein schmutzigbraunes, grünliches Pigment vor, das als Tapetum fungiert. Auch in den Nervenbündeln, besonders proximal der Basalmembran, lagert Pigment in reichem Maße. Ein Tapetum wurde gefunden bei:

Mantis religiosa L.
Polyspilota aeruginosa Sauss. et Cehntn.
Tenodera superstitiosa F.
Eremiaphila moreti Bol.

und in besonders starker Anhäufung bei

Mantis japonica Sauss.

d) Optische Ganglien.

Die Nervenfasern der einzelnen Rhabdome vereinigen sich proximal der Basalmembran zu der sog. Nervenbündelschicht, von der aus sie in die äußere Fibrillärmasse (äußeres Ganglion, Lamina ganglionaris) einmünden. Diese stellt das Anfangsglied des dreiteiligen Insektenganglions dar und zeigt eine relativ gute Ausbildung. In ihrem Innern ziehen zahlreiche Nervenbündel mit dazwischengelagerter Glomerulensubstanz nach proximal, um sich in der ersten oder äußeren Kreuzung (erstes Chiasma) zu überschneiden und in die mittlere Fibrillärmasse einzutreten.

Diese mittlere Fibrillärmasse (oder auch zweites Ganglion) ist bei den Mantiden ebenfalls recht stattlich entwickelt und läßt sich der Länge nach in drei charakteristische Zonen einteilen, von denen die mittlere, schmale Zone sehr hell erscheint und in distal-proximaler Richtung ziehende, locker geschichtete Nervenfasern aufweist. Die beiden äußeren hingegen sind weit kompakter und in der Größe kaum voneinander verschieden. Sie besitzen überwiegend Glomerulensubstanz und lassen teilweise deutlich eine weitere Schichtung erkennen.

Nach Austritt der Nervenfasern und erneuter Kreuzung (inneres Chiasma) gehen diese in die innere Fibrillärmasse (inneres oder Zentralganglion) über. Diese ist ebenfalls, und zwar in ganz ähnlicher Form wie die mittlere, in drei Schichten unterteilt und weist verschiedene größtenteils wieder in sich geschichtete Seitenfibrillärmassen auf, deren genaue Schilderung Aufgabe spezieller Studien ist.

II. Optik.

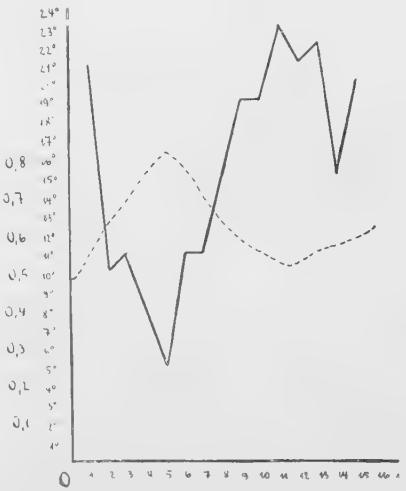
a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe.

Kann man bereits rein äußerlich aus Lage und Größe des Auges sowie Anzahl der Facetten Rückschlüsse auf seine Leistungsfähigkeit ziehen, so ist es doch ohne gute Schnitte schlecht möglich, über Längen- und Winkelverhältnisse benachbarter Ommatidien Auskunft zu erlangen. Betrachtet man nun einmal solche Schnittbilder von *Mantis religiosa* L. (Abbildung 1), so fallen die sehr verschieden langen Ommatidien und Größen der Winkel auf.

Tabelle 1[2]) als Auswertung eines Horizontalschnittes vergegenwärtigt dies in anschaulicher Weise. (Siehe auch Kurve 1!) Daraus geht hervor, daß die längsten Ommen lateral-frontal liegen (es handelt sich um die Gruppen V und VI mit den Werten 0,80 und 0,81 mm), während die rein frontalen, nach der Medianen hinstrebenden entsprechend kürzer werden (Gruppe I der Tabelle). Vergleicht man damit die Winkelverhältnisse benachbarter Ommen, die in

Abb. 1.

Horizontalschnitt durch das Facettenauge von *Mantis religiosa* L.



Kurve 1.[3])

Mantis religiosa L. (Horizontalschnitt!). Ommenlängen gestrichelt, Winkelwerte ausgezogen.

Gruppen zu je fünf gemesseu wurden, so ergeben sich, wie Tabelle 1 zeigt, die geringsten Werte für die oben beschriebenen, langen Ommen der lateral-frontalen Zone des Auges. Sie erreichen in der Gruppe V mit 5° ihr Minimum, während in den Gruppen XI, XII und XIII, d. h. thorakal mit 23, 21 bezw. 22°

2) Die Tabellen 1 und 2 über Längen und Winkel der Ommen von *Mantis religiosa* L. befinden sich am Ende der Arbeit. Das Tabellenmaterial sämtlicher anderer Tiere ist im Zool. Inst. der Universität Berlin hinterlegt und kann jederzeit eingesehen werden.

3) Bei sämtlichen graphischen Darstellungen sind auf der Ordinate die in mm gemessenen Ommatidienlängen und die Winkelwerte abgetragen, auf der Abszisse die entsprechenden Fünfergruppen.

die Höchstwerte vorliegen, und frontal-medial Gruppe I mit 21° ebenfalls einen höheren Wert zeigt. Die benachbarten Einzelommen der Gruppen V bilden also miteinander einen Winkel von durchschnittlich 1°, während die in Gruppe XI einen solchen von 4,6° aufweisen. Da nun eine Zone mit Ommen geringer Oeffnungswinkel von einem Objekt weit mehr Bildpunkte abzubilden vermag als eine solche mit größeren Winkeln, sie also eine größere Sehschärfe besitzt als die letztgenannte und dieser infolge ihrer großen, durch Verlängerung der Facetten erzielten Oberfläche auch in der Lichtstärke nicht nachsteht, muß auch für *Mantis religiosa* L. die Zone schärfsten Sehens in frontaler Richtung, also in den Gruppen II—VII vorhanden sein. Entsprechendes gilt für sämtliche untersuchten Arten und wird bestätigt durch die Verhältnisse auf Vertikalschnitten in kopfsagittaler, sagittaler und frontaler Richtung.

So kann man z. B. auf einem Kopfsagittalschnitt deutlich drei morphologisch und physiologisch verschiedene Zonen unterscheiden; eine dorsale mit großen Oeffnungswinkeln und kurzen Ommatidien, eine mittlere mit langen Ommatidien und geringen Oeffnungswinkeln und eine ventrale, die wie die erste, wenn auch nicht in so ausgeprägter Form, wieder größere Winkel und kurze Ommen aufweist. Die dazugehörigen Werte zeigt Tabelle 2. Schnitte in frontaler Richtung, die hauptsächlich die stark seitlich und nach hinten gerichteten Augenpartien treffen, lassen natürlich die oben erwähnten Verhältnisse nicht mehr in so markanter Form erstehen, weswegen die Zahlen von Hesse mit den hier genannten nicht verglichen werden können. Trotzdem ist es recht interessant, daß auch diese vermittels des Zeichenapparates aus je 10 zusammenliegenden Facettengliedern des Auges von *Mantis religiosa* L. gewonnenen Winkelwerte bereits nach der Mitte bzw. nach ventral hin eine Abnahme zeigen. Im Frontalschnitt von dorsal nach ventral gemessen; lauten sie:

47°, 34°, 22°, 29°, 26,5°, 25°, 22°, 23°, 14°.

Aehnliche Werte findet Zimmermann für *Rhombadera laticollis*. Leider wird nicht gesagt, in welcher Richtung der ausgewertete Längsschnitt geführt wurde. Es wurden im Augenmittelfeld Werte von 7 und 8° für je zehn Facetten festgestellt, die im ventralen Abschnitt auf 22 und im dorsalen auf 35° stiegen. Also auch hier kann man von dem Augenmittelfeld als von einer Zone

schärfsten Sehens reden, wie wir sie bei *Mantis religiosa* L. und anderen beobachten.

Besonders auffällige Verhältnisse wurden im Facettenauge einer in der vierten Häutung befindlichen *Mantis japonica* Sauss. aufgedeckt. (Abbildung 2.) Dieses interessante Auge weist nicht nur eine scharfe Trennung in einen stark pigmentierten, kurzommigen Dorsalteil und einen langommigen, schwach pigmentierten und engwinkligen Ventralabschnitt auf und stellt somit ein typisches Doppelauge dar, sondern bietet noch folgendes. Auf Schnitten in kopfsagittaler Richtung findet sich in der Ventralzone eine weitere Spezialisierung. So erkennt man auf dem abgebildeten Schnitt an der Grenze zwischen Kristallkegeln und Retina deutlich eine Eindellung und vollkommen abweichende Pigmentierungsverhältnisse. Unter anderem reicht das an dieser Stelle besonders reichhaltig vorhandene Irispigment nach distal weit hinaus, umgreift die Kristallkegel bis fast zur Hälfte und isoliert sie so optisch. Ferner sind diese in ihren proximalen Teilen feiner ausgezogen als die benachbarten außerhalb der Eindellung, und das im gesamten Auge vorhandene Tapetum ist hier besonders gut sichtbar. Es hat also den Anschein, als ob es sich hier um eine noch weiter spezialisierte „Stelle schärfsten Sehens in der Zone schärfsten Sehens" handelt, und es liegt nahe, an ein Analogon zur Fovea centralis der Wirbeltiere zu denken. Inwieweit diese Ansicht zu Recht besteht, muß vollkommen offen bleiben, zumal infolge Knappheit des Materials nur wenige Tiere untersucht werden konnten.

Abb. 2.
Saggitalschnitt durch das Auge von *Mantis japonica* Sauss. mit „Fovea centralis".

b) Binokulares Sehen.

Nach dem anatomischen Befund, der in den Versuchen mit lackierten Tieren seine Bestätigung findet, besteht wohl kein Zweifel am binokularen Sehen der Mantiden. Denn verlängert man die Sehlinien der frontalen Ommatidien eines Horizontal-

schnittes, so sieht man, daß sich die ersten bereits 1,25 mm vor der Stirn des Tieres schneiden und zwar unter einem Winkel von 98°. Das Optimum an Schnittpunkten dürfte zwischen 2 und 4 cm liegen. Ferner beweisen die Versuche, daß in dieser Zone die größte Sehschärfe herrscht, und schließlich bestätigt die Tabelle der Maße von Raubbeinen verschiedenster Mantisarten dies insofern, als sämtliche Werte zwischen 2 und 5 cm liegen. Hieraus läßt sich schließen, daß das Binokularsehen aller Wahrscheinlichkeit nach in Zusammenhang mit der Entfernungslokalisation steht. Im physiologischen Teil der Arbeit soll auf diese Dinge näher eingegangen werden

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Schon die Größe des Auges läßt bei den Mantiden den Schluß zu, daß es sich bei diesen Tieren um gutsehende Formen handelt. Die Stellung der Augen im Kopf verhält sich — wie auch die Umrißzeichnungen zeigen (Abb. 3) — so, daß die

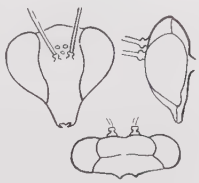


Abb. 3.

Umrißskizze des Kopfes von *Mantis religiosa* L.

größte Fläche in frontaler Richtung liegt und zur Mitte hin eine geringe Einbuchtung erfährt. Aber auch in dorsaler, ventraler und thorakaler Richtung besitzt dieses Auge eine stattliche Ausdehnung und somit ein relativ großes Gesamtsehfeld. — Eine gewisse Anpassung an seinen Lebensraum bringt das Auge von *Eremiaphila moreti* Bol. zum Ausdruck. Dieses in Nordwestafrika beheimatete, eine ausgesprochene Wüstenform darstellende Tier unterscheidet sich neben kleinem Körperbau und rudimentär entwickelten Flügeln von den anderen recht einförmig gebauten Mantisarten vor allem durch seinen Augenbau, und zwar insofern, als durch Vergrößerung der Thorakalpartien eine entsprechende

Vergrößerung des Gesamtsehfeldes stattgefunden hat. Mißt z. B. das Gesamtsehfeld von *Mantis religiosa* L. in horizontaler Richtung 231°, so beträgt der entsprechende Wert für *Eremiaphila moreti* Bol. 252°, während die Vertikalsehfelder sagittaler Schnittrichtung sich bei beiden Tieren mit 245 bezw. 273° ebenfalls wesentlich unterscheiden. Dieses großes Sehfeld ist für *Eremiaphila moreti* Bol. zum Ueberschauen weiter, freier Flächen wahrscheinlich von hohem Wert.

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Der dioptrische Apparat ist beim Mantisauge besonders stattlich ausgebildet, entspricht seine Länge doch in einem Fall (Larve von *M. japonica* Sauss.) mit 0,28 mm sogar der des restlichen Ommas. Bei der Imago von *Mantis religiosa* L. erreicht er im allgemeinen nur die Hälfte bezw. zwei Drittel der Retinalänge.

Leider sind wir betreffs der Lichtstärke eines Facettenauges noch weit davon entfernt, optisch exakte Messungen vornehmen zu können, so daß wir uns mit einer vergleichenden Begutachtung zweier Komponenten, nämlich Corneadurchmesser und Anzahl der Facetten bei den einzelnen Arten im allgemeinen begnügen müssen. Die Maße des Corneadurchmessers der größten und kleinsten Facetten von *Mantis religiosa* L. sind 0,08 und 0,02 mm; für die Anzahl der gesamten Facetten wurde der Wert 8550 gewonnen. Dies steht in Einklang mit den Ergebnissen Yamanoûtis, der berechnet hat, daß die Imago von *Sphodromantis bioculata* Burm. mit neun Häutungen 2,5 mal mehr Facetten besitzt als das frisch geschlüpfte Tier. Die Endzahl für diese Anbeterin beträgt nach dem selben Autor 9639 für das weibliche und 8950 für das männliche Tier.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Beide Fragen sind für die untersuchten Arten leicht und eindeutig zu beantworten. Wie aus dem vorher geschilderten Bau und den entsprechenden Abbildungen ersichtlich ist, kann es sich nur um ein ausgesprochenes Appositionsauge handeln, das dem Tier, wie die Versuche im physiologischen Teil der Arbeit zeigen, beim Beutefang von entscheidendem Nutzen ist.

Odonaten.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Infolge seiner Größe und des verhältnismäßig leicht zu beschaffenden Materials ist das Libellenauge bereits öfter Gegenstand anatomisch-morphologischer Studien gewesen. Es seien hier lediglich die Arbeiten von Hesse, Zimmermann und Demoll genannt. Doch auch neuere, hauptsächlich physiologische Untersuchungen beschäftigen sich mit diesem Objekt. Die Arbeiten von Baldus (1926), Sälzle (1932), Gaffron (1934) und Portillo (1936), die mit Ausnahme der letztgenannten sich allerdings nur auf Larven beschränken, sind in diesem Zusammenhang zu erwähnen.

Im Rahmen dieser Untersuchungen wurden geschnitten:

Calopteryx splendens Harr.
Agrion puella L.
Aeschna cyanea Müll.
Sympetrum flaveolum L.

b) Anatomie des Ommatidiums.

Der Bauplan des Odonatenauges und somit seines Ommatidiums entspricht in so hohem Maße dem der Mantiden, daß auf eine ausführliche Beschreibung verzichtet werden kann. Es sei jedoch erwähnt, daß die Anzahl der Sehzellen acht beträgt, von denen die achte weit proximal, also nahe der Basalmembran liegt, und weiter, daß die untersuchten Augen dem eukonen Typ Grenachers angehören, also einen echten Kristallkegel besitzen. Die Dicke der Cornea ist bei den einzelnen Arten verschieden, im allgemeinen jedoch nicht erheblich. Im übrigen ist der rein histologische Aufbau der Libellenaugen wie der der meisten anderen Insekten relativ einförmig.

c) Pigmentierung.

Abgesehen von den Doppelaugen zeigen die untersuchten Odonaten in der Pigmentierung nichts Neues. Wie gewöhnlich lassen sich Iris- und Retinapigment unterscheiden; das zuerst genannte gliedert sich in Haupt- und Nebenpigment, von denen das Hauptpigment den distalen Augenteil erfüllt und teilweise bis fast

zur Cornea heranreicht, während das Nebenpigment den Rest des Ommatidiums isoliert, wobei es proximal von dem Retinapigment unterstützt wird. Die Farbe des Pigmentes ist ein dunkles Violettbraun, lediglich im Doppelauge von *Sympetrum flaveolum* L. findet man ein sehr helles, orangefarbenes Pigment, daß sich jedoch ausschließlich auf den dorsalen Augenteil (Frontalauge) beschränkt, während der ventrale (Seitenauge) das übliche dunkle und zwar in besonders starker Quantität aufweist. Mit der relativ schwachen und hellen Pigmentierung ist die Möglichkeit der Bildung von Zerstreuungskreisen gegeben, auf deren Bedeutung im optischen Teil näher eingegangen werden soll.

d) Optische Ganglien.

Fast unmittelbar an die Basalmembran legt sich bei den Odonaten die Lamina ganglionaris, so daß es zuweilen garnicht leicht ist, die kurze Nervenbündelschicht als solche zu erkennen. Nach einer verhältnismäßig großen Kreuzung (äußeres Chiasma) treten die Nervenbündel in die mittlere Fibrillärmasse ein, die eine Schichtung in verschiedene Zonen aufweist, von denen besonders die mittlere, relativ hell erscheinende, auffällt. Diese mittlere Fibrillärmasse erstreckt sich in in ihrer ganzen gewaltigen Breite parallel der Basalmembran und geht nach erneuter Kreuzung der Nervenfasern in das ebenfalls recht stattliche Zentralganglion über und von hier aus weiter in das Protocerebrum.

II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe.

Betrachten wir zunächst das Calopteryxauge, so können wir an ihm wie am Mantisauge drei Zonen unterscheiden, von denen die große, zentral gelegene, schwach gekrümmte uud relativ scharf abgesetzte die weitaus engsten Winkel, jedoch größten Facetten bezw. längsten Ommatidien besitzt. Die Mittelzone wird begrenzt nach dorsal und ventral von zwei stark gekrümmten Augenteilen, deren Winkel nicht homozentrisch sind, und wie aus der Tabelle ersichtlich ist, weit größere Werte aufweisen als die der Mittel region mit nur 4 bezw. 5° pro Fünfergruppe. Dazu kommen ferner die bei weitem geringeren Längen. So liegen die Werte für das Gesamtommatidium der dorsalen und ventralen Zonen

zwischen 0,32 mm und 0,34 mm, während die der Mittelzone 0,54—0,58 mm messen. Aus alldem geht hervor, daß die Mittelregion eine weit größere Sehschärfe besitzen muß als die dorsalen und ventralen Partien.

Entsprechende Verhältnisse werden aus dem Horizontalschnitt ersichtlich. Während das Ganze nach außen hin einen ziemlich regelmäßigen Eindruck macht, läßt ein Blick in das Innere eine starke Spezialisierung erkennen. So sind die vorderen inneren Ommatidien wie üblich länger als die lateralen und die Oeffnungswinkel dieses Bezirks größer als die frontalen. Aehnlich verhält sich *Agrion puella* L.

Daß diese Spezialisierung des Räuberauges gelegentlich auch andere Wege einschlagen kann, zeigen die schönen Doppelaugen von *Aeschna cyanea* Müll. und noch extremer die von *Sympetrum flaveolum* L. Sie sollen an anderer Stelle näher besprochen werden.

b) Binokulares Sehen.

Ein binokularer Sehraum liegt bei *Calopteryx splendens* Harr. in horizontaler Richtung unter einem Winkel von 88° vor. Der Abstand des Schnittpunktes von der Stirn beträgt nur Bruchteile eines Millimeters, so daß das Tier befähigt ist, unmittelbar vor dem Kopfe binokular zu sehen. Ferner liegen dorsale und ventrale Binokularsehfelder vor, von denen das dorsale mit 40° in 5 mm Entfernung zustande kommt, das ventrale mit 55° in 3 mm.

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Die Facettenaugen von *Agrion puella* L. und *Calopteryx splendens* Harr. unterscheiden sich in ihrer Stellung im Kopf wesentlich von denen der Libelluliden. Während bei den erstgenannten Formen der Kopf eine Streckung in der Horizontalen erfährt, der die Augen seitlich aufsitzen, diese also dorsal durch das Epicranium vollkommen voneinander getrennt sind, stoßen sie bei den Libelluliden dorsal zusammen, lediglich durch eine schmale mediane Augenlinie voneinander getrennt. Daß die kugelige Gestalt der Calopteryxaugen nicht auf innere Gleichmäßigkeit schließen lassen darf, vielmehr eine durch starke Spezialisierung bedingte Unregelmäßigkeit im Bauplan aufweist, geht bereits aus den vorangegangenen Kapiteln hervor.

Das Gesamtsehfeld von *Calopteryx splendens* Harr. beträgt in horizontaler Richtung 230°, in vertikaler 278°.

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Sämtliche untersuchten Arten besitzen einen wohlausgebildeten dioptrischen Apparat, wenngleich dieser längst nicht die Ausmaße der Mantis-Dioptrik erreicht. Die Werte für den Corneadurchmesser der durchschnittlich kleinsten und größten Facetten von *Calopteryx splendens* Harr. sind 0,02 mm bzw. 0,04 mm; die Anzahl der Facetten dieses Auges beträgt 7770. Für das Einzelauge von *Aeschna cyanea* Müll., dessen Facettenzahl Zimmermann mit 10000 angibt, wurde der Wert 17690 gewonnen, wovon der weitaus größere Teil (über 10000) allein auf das engfacettige, ventrale Seitenauge entfällt.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Als Appositionsaugen besitzen die Odonatenaugen die charakteristische, starke Pigmentierung. Dies ist nicht anders zu erwarten, da wohl alle Vertreter dieser Ordnung mehr oder minder Sonnentiere sind und ihrem Nahrungs- wie Fortpflanzungstrieb lediglich an hellen, sonnigen Tagen nachgehen. Besonders auffällig erscheinen in diesem Zusammenhang die bei den Gattungen *Aeschna*, *Sympetrum* (Abbildung 4) und anderen vorkommenden Doppelaugen, denn hierbei handelt es sich um eine typische Spezialisierung hinsichtlich der Ernährung bzw. Fortpflanzung dieser Tiere. Etwas sehr Aehnliches besitzen wir in den von Zimmer beschriebenen, den männlichen Ephemeriden zukommenden Turbanaugen oder in den Doppelaugen der Simuliden, Leptiden, Empiden oder auch im Drohnenauge. Alle diese Doppelaugen weisen im großen und ganzen den gleichen Bauplan auf. Nach diesem Plan setzen sich die eigentlichen Doppelaugen aus zwei scharf getrennten Teilen zusammen, von denen der dorsale, das sogen. Stirnauge, entsprechend lange Ommatidien und helles Pigment besitzt, während der ventrale oder das sogen. Seitenauge dunkles Pigment enthält und mit relativ kurzen Ommatidien ausgestattet ist.

Abb. 4. Doppelauge von *Sympetrum flaveolum* L. im Sagittalschnitt.

Neben diesen bereits erheblichen Unterschieden zwischen Stirn- und Seitenaugen müssen vor allem noch die Winkel erwähnt werden, die ebenfalls in den verschiedenen Augenteilen verschieden groß sind. Die des Frontal- oder Stirnauges sind im allgemeinen gering, schließen also ein verhältnismäßig kleines Gesichtsfeld ein, wofür sie indessen lange Schenkel, d. h. lange Ommatidien aufzeigen. Diese Verlängerung der Facettenglieder hat nun ihrerseits eine Vergrößerung der Oberfläche der Einzellinsen zur Folge, wodurch eine Erhöhung der relativ schwachen Lichtstärke erzielt wird. Da bei der geringen Divergenz dieser Augen fast ausnahmslos achsennahe Strahlen rezipiert werden, liegt es auf der Hand, daß eine starke Isolierung der einfallenden Strahlen, wie wir sie im Seitenauge vorfinden, überflüssig wird, woraus sich wiederum das helle und nur in geringer Menge vorhandene Pigment erklärt. Ferner hat die unvollkommene optische Trennung der einzelnen Facettenglieder noch ein Uebergreifen der sich in diesem Augenteil bildenden Zerstreuungskreise auf andere benachbarte Rhabdome zur Folge. Dieser Vorgang läßt zwar die Bilder verschwommen erscheinen, macht aber Bewegungen insofern besser sichtbar, als bei jeder Objektbewegung weitaus mehr Rhabdome gereizt werden können als bei starker Isolierung, wie wir sie im Seitenauge finden. Die charakteristischen Züge des Seitenauges sind demnach starke Divergenz, großes Sehfeld, große Lichtstärke; dafür aber mehr oder minder ungenaue Bilder. Zur Hebung der Genauigkeit bedarf es nun einer starken Abblendung, die mit Hilfe des vielen dunklen Pigmentes erreicht wird.

Ueber die Bedeutung der Lagebeziehung dieser Augen zueinander sagt Hesse folgendes: „Daß bei diesen Tieren (Libellen, Ephemeriden) der Teil des Sehorgans, der deutliche Bilder gibt, nach oben gerichtet ist, und nicht wie bei der lauernden Mantis nach der Seite und nach unten, hängt wohl damit zusammen, daß Insekten bei ihrem geringen Gewicht nicht mit besonderer Kraft nach unten stoßen können — wie Raubvögel — sondern viel eher, mit Hilfe erhöhter Flügeltätigkeit, von unten nach oben.“ Die Bedeutung dieser Worte Hesses wird unterstrichen durch Beobachtungen an jagenden Libellen, die stets ihre Beute von unten her angreifen, und durch die Mitteilung Zimmers, der schreibt, daß die Begattung bei einigen Ephemeriden sich in der Form vollzieht, daß das Männchen in der Luft unter dem Weibchen steht und senkrecht nach oben schießt, um dann von unten her

den Akt zu beginnen. Wie hoch der Biologie des Tieres bei der Entwicklung der Doppelaugen Rechnung zu tragen ist, zeigt auch das Beispiel von *Cloë fuscata*, einer Ephemeride, deren ♂♂ fast ausschließlich in der Dämmerung fliegen, und die als Frontalauge ein ausgeprägtes Superpositionsauge besitzen, und weiter das von Portillo eingehend geschilderte Doppelauge der männlichen Honigbiene, der Drohne, das sich von dem der Arbeitsbiene sowohl im Gestalttypus wie im Bauplan und seiner biologischen Bedeutung grundsätzlich unterscheidet.

Dipteren: Asiliden.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Typische Räuber und für Insekten ausgezeichnete Augentiere stellen unter den Dipteren die Asiliden dar, und von diesen wieder sind es die Laphriaarten, die wegen ihrer Größe und Raubgier besonders auffallen. Es liegt somit nahe, die Sehverhältnisse dieser Tiere und besonders die der großen Mordfliege *Laphria gibbosa* L. einmal näher zu untersuchen, zumal dies in bezug auf die letztgenannte Art wohl noch nicht geschehen ist. *Laphria flava* L. wurde indessen bereits von Dietrich im Jahre 1909 näher beschrieben. Diese Art zeigt ebenfalls in ausgeprägter Form den Typ eines Raubfliegenauges, wird jedoch von *L. gibbosa* L. noch übertroffen. *Nomachimus chrysitis* Meig., die in diesem Zusammenhang ebenfalls vergleichsweise mituntersucht wurde, unterscheidet sich nicht wesentlich von den durch Dietrich untersuchten kleineren Asilidengattungen. (*Dasypogon* u. a.)

Von Asiliden wurden geschnitten:

Laphria gibbosa L.,
Laphria flava L. und
Nomachimus chrysitis Meig.

b) Anatomie des Ommatidiums.

„Während beim aconen Auge die vier hinter der Facette gelegenen und sie abscheidenden Zellen zeitlebens als solche unverändert persistieren, beim euconen aber außer der Facette noch den aus ebensoviel Segmenten, als Zellen vorhanden sind, be-

stehenden Kristallkegel aussondern, scheiden die vier Kristallzellen beim pseudoconen Auge eine weiche, halb oder ganz flüssige Substanz aus, die, zusammengehalten durch trichterförmig gestaltete Hauptpigmentzellen, funktionell dem Kristallkegel zu vergleichen ist. Sie ist aber vor den Zellen gelegen, durch deren Tätigkeit sie entstanden ist, zwischen denselben und der Facette. Die Kerne jener Zellen, die man als Sempersche bezeichnet, liegen demnach nicht, wie bei den anderen zusammengesetzten Augen, der Facette stark genähert, sondern in einem oft recht erheblichen Abstande von ihr abgerückt.“ So beschreibt Grenacher (S. 88) den pseudokonen Augentyp, mit dem wir es bei den Dipteren und somit bei den Asiliden zu tun haben; denn werfen wir einen Blick auf einen Schnitt des Laphriaauges, so fallen einem zwar zuerst scheinbar echte Kristallkegel auf, doch entdeckt man bald die vier kleinen Kristallzellen, die sich proximal anschließen. Der Pseudokonus liegt also vor den Zellen, durch deren Tätigkeit er nach Grenacher entstanden zu denken ist. An die Kristallzellen schließen sich proximal die Rhabdomere mit den Retinulae an. Auf der Höhe der Uebergangszone lagert ein dunkles Pigment, das von den Nebenpigmentzellen geliefert wird. Die Retinulae bestehen aus acht Zellen, von denen der siebente Zellkern mehr distal, der achte proximal, d. h. nahe der Basalmembran liegt. Die übrigen sechs Kerne liegen in einer Ebene, ungefähr in der Mitte der Retinulae.

c) Pigmentierung.

Da es sich bei den untersuchten Arten um Tagtiere mit Appositionsaugen handelt, ist für eine ausreichende optische Isolierung der einzelnen Ommen durch ein leuchtend braunes, überall in stattlicher Menge gelagertes Pigment gesorgt. Dies gilt sowohl für Retina- wie für Irispigment. Auffällig ist das starke Auftreten von Tracheenästen und feinsten -zweigen im Facettenauge, besonders unterhalb der Basalmembran. Allem Anschein nach handelt es sich hierbei um als Tapetum fungierende Organe, die in dieser Hinsicht für die Dipteren von hoher Bedeutung und zugleich charakteristisch zu sein scheinen.

d) Optische Ganglien.

Bezüglich der Kürze der Nervenbündelschicht, die die Verbindung zwischen den Nervensträngen der Ommatidien und der

Lamina ganglionaris aufrechterhält, besteht zwischen Asiliden und Odonaten eine gewisse Aehnlichkeit. Bei *Laphria* liegt die Lamina ganglionaris der Basalmembran zuweilen derart dicht an, daß man Mühe hat, die einzelnen übertretenden Nervenstränge festzustellen, was sich besonders auf die medianen Partien bezieht, während in den lateralen Gebieten ein geringes Längerwerden festzustellen ist. Auch hier bestätigt sich also wieder die Ansicht, daß unter den Insekten gutsehende Tagtiere eine entsprechend kürzere Nervenbündelschicht aufweisen als Dämmerungs- oder Nachttiere.

Wie zu erwarten, zeigen auch die optischen Ganglien eine gewaltige Ausdehnung. So erstreckt sich die Lamina ganglionaris fast über die ganze Breite des Auges und nimmt an ihrem ateralen Ende noch an Umfang zu. In ihrem Innern findet man zahlreiche Nervenbündel mit dazwischen gelagerter Glomerulensubstanz; sie ziehen parallellaufend von distal nach proximal und sind im äußeren lateralen Teil besonders gut sichtbar. Von der proximalen, konkaven Seite der Lamina ganglionaris kommend, überschneiden sich dann die Nervenbündel und bilden so die äußere Kreuzung (äußeres Chiasma), die bei den Asiliden und speziell bei *Laphria* ebenfalls sehr stattlich entwickelt ist. Hiernach treten sie in die mittlere Fibrillärmasse ein, um nach erneuter Kreuzung (inneres Chiasma) in das Zentralganglion und von da aus in das Protocerebrum überzugehen.

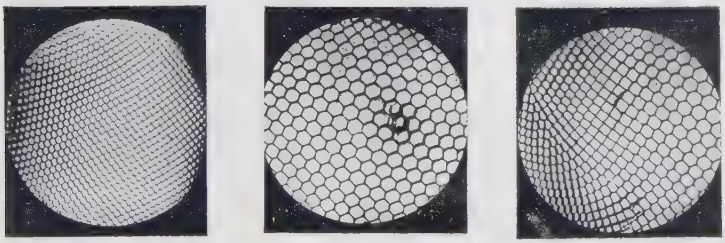
Die mittlere Fibrillärmasse, welche die Form einer am äußeren Ende verdickten, fast rechtwinklig gekrümmten Wurfkeule hat, deren konvexe Peripherie nach distal und konkave Seite nach proximal zeigt, läßt schon auf den ersten Blick eine markante Unterteilung in drei Zonen erkennen. Von diesen drei der Länge nach parallellaufenden Zonen ist die äußerste am breitesten. Auch tritt in ihr das Gitter der von distal nach proximal laufenden Nervenfasern besonders auffällig in Erscheinung. Schließlich scheint sie noch weiter unterteilt zu sein, lassen sich doch in ihr deutlich verschieden dunkle, ebenfalls der Peripherie parallel ziehende Streifen beobachten. Diese Erscheinung ist besonders auffällig im keulenförmig verdickten Ende. Die zweite weniger als halb so schmale Zone ist auffallend hell und besitzt anscheinend nur Glomerulensubstanz. Die sich anschließende dritte Zone ist zum Teil noch schmäler als die eben erwähnte und weist wie die erste von distal nach proximal parallel ziehende Nervenbündel auf.

Die innere Fibrillärmasse wieder besitzt vollkommen andere Gestalt und Lagebeziehung. Sie steht auf der mittleren fast senkrecht und hat stabförmiges Aussehen, wobei das distale Ende in die konkave Seite der mittleren hineinragt. Auch die innere Fibrillärmasse ist unterteilt. Ferner ist bei *Nomachimus*, *Laphria* wie z. B. auch bei *Dytiscus* ein Teil der Fibrillärmasse durch ein ebenfalls von distal nach proximal laufendes Fasernbündel abgetrennt und bildet so die sogen. Seitenfibrillärmasse, die ihrerseits wieder unterteilt ist. Die Ganglien sind durchzogen von zahlreichen Tracheenästen, die in vielen kunstvollen Verzweigungen und bizarren Krümmungen überall sichtbar werden.

II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe.

Wohl in keinem der hier untersuchten Augen gestalten sich die Größenunterschiede der einzelnen Ommen in den verschiedenen Augenteilen derart auffällig wie bei *Laphria gibbosa* L. (Abb. 5).



a b c

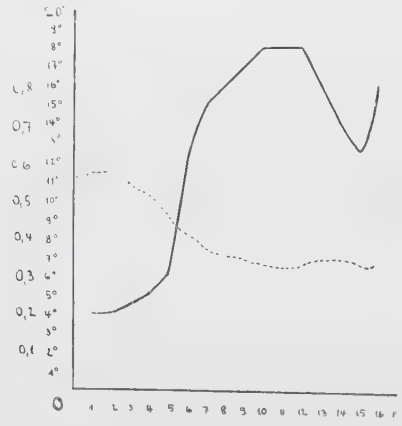
Abb. 5.

Facetten des Komplexauges von *Laphria gibbosa* L. in gleicher Vergrößerung.
a) Dorsalzone. b) Zone schärfsten Sehens. c) Uebergangszone.

Messen die lateralen Ommen durchschnittlich 0,34 mm, so liegen die entsprechenden Werte für die frontalen bei 0,56 bezw. 0,57 mm. Bereits hieraus ergibt sich also ein Unterschied zwischen frontalen und lateralen Augenteilen. Er wird noch grundlegender, wenn man auf einem Horizontalschnitt einmal die Winkelverhältnisse beider Bezirke betrachtet. In diesem Fall zeigt es sich, daß die Oeffnungswinkel von Ommen seitlicher Augenteile erheblich größer sind als die der frontalen, deren Ommen nahezu parallel laufen. Wie

aus Kurve 2 hervorgeht, liegen die unterschiedlichsten Werte in den Gruppen 10, 11, 12 einerseits und 1, 2 andererseits. Während also in den erstgenannten Gruppen des lateralen Bezirks fünf benachbarte Ommatidien einen Winkel von 18° einschließen, beträgt dieser für die frontale Zone (Gruppe 1 und 2) nur 4°, d. h. in diesem Bezirk beträgt der Wert des Einzelwinkels noch nicht mal 1°.

Entsprechendes gilt für einen Vertikalschnitt in kopfsagittaler Richtung. Auch hier findet man außerordentlich unterschiedliche Längen- und Winkelverhältnisse, d. h. auch hier liegen die Ommatidien größter Länge und Breite in der Mitte und bilden mitein-



Kurve 2.
Laphria gibbosa L. (Horizontalschnitt!) Ommenlängen gestrichelt, Winkelwerte ausgezogen.

ander die geringsten Oeffnungswinkel, während die kurzen, schmalen der dorsalen und ventralen Randgebiete bei weitem größere Winkel einschließen. (Leider muß von einer zahlenmäßigen Auswertung Abstand genommen werden, da sämtliche Schnittserien in dieser Richtung infolge Schrumpfens nicht mehr einwandfrei sind.)

Als Ergebnis der vorausgegangenen Betrachtungen läßt sich also formulieren: Das Facettenauge von *Laphria gibbosa* L. (entsprechend verhalten sich die von *Laphria flava* L., *Nomachimus chrysitis* Meig. u. a. Asiliden) besteht aus zwei morphologisch und physiologisch verschiedenen Teilen, von denen der frontale außerordentlich lange und breite Ommen und geringe Winkel aufweist, im Gegensatz zum lateralen, der relativ kleine und

schmale Ommen und große Oeffnungswinkel zeigt. Dieser Unterschied, den man mit der Lupe bereits rein äußerlich an der Größe der Facetten und in der Uebergangszone an der Abknickung der sonst geradlinig verlaufenden Facettenreihen erkennen kann, stellt einen Kompromiß zwischen Lichtstärke, großem Sehfeld und Sehschärfe dar. Er fand sich bereits bei Orthopteren und Odonaten und scheint für das Räuberauge typisch zu sein.

b) Binokulares Sehen.

Es bestehen wohl kaum Zweifel, daß, wenn man überhaupt von einem Binokularsehen der Insekten reden kann, dieses für die Gattung *Laphria* zutrifft. Verlängert man die Sehlinien der frontalen Ommatiden, so erhält man bereits in 4,2 mm Entfernung vom Kopf die ersten Schnittpunkte, denen weitere folgen. Es ist sogar anzunehmen, daß der gegen 4 mm messende Rüssel noch mitgesehen wird. Daß die medialen Schnittpunkte des binokularen Sehfeldes für die zum Beutefang benötigte Entfernungslokalisation von hoher Bedeutung sind, dürfte feststehen, zumal gründliche Fixierbewegungen und genaues Einstellen der Medianebene in Richtung auf das Objekt regelmäßig vor dem Beutefang stattfinden. Der Winkel des frontalen Binokularfeldes beträgt für *Laphria gibbosa* L. 25°.

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Wie die Umrißzeichnung (Abb. 6) zeigt, wird der frontalwärts abgeplattete, herzförmige Kopf in der Hauptsache von den

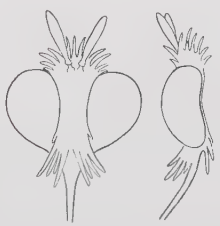


Abb. 6. Umrißskizze des Kopfes von *Laphria gibbosa* L.

mächtig entwickelten Facettenaugen ausgefüllt, die so angeordnet sind, daß man bereits hieraus auf ein Binokularsehen schließen könnte. Neben den frontalen Ommatidien besitzt das Laphriaauge aber noch die auf dem abgebildeten Horizontalschnitt gut

erkennbaren, bereits mehrfach erwähnten lateralen Ommen, die dem Tier ein großes Sehfeld vermitteln. Nach den vorliegenden Verhältnissen mißt das horizontale Gesamtsehfeld von *Laphria gibbosa* L. 196°. Hierdurch ist das Tier in der Lage, alle verdächtigen Objekte der näheren Umgebung zu erfassen, um sie dann genauer mit den frontalen, sehscharfen Facetten zu fixieren.

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Hand in Hand mit den verschieden großen Ommen gehen die Werte für Länge und Durchmesser des dioptrischen Apparates. So stehen den frontalen Werten mit 0,065 mm Corneadurchmesser und 0,57 mm Gesamtlänge die lateralen mit 0,035 mm Durchmesser und 0,34 mm Länge gegenüber.

Die Anzahl der Facetten von *Laphria gibbosa* L. beträgt 10540, eine Zahl, die mit zu den höchsten gehört, die wir kennen.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Beide Punkte lassen sich wie bei *Mantis* kurz und klar beantworten. Das pseudokone Facettenauge von *Laphria* und den Asiliden ist sowohl bezüglich seines Baues wie seiner Wirkungsweise ein reines Appositionsauge, wie es im übrigen von einem so typischen Tagtier kaum anders zu erwarten ist. Die Beobachtung freilebender Tiere bestätigt jederzeit die für den Beutefang ausschlaggebende Bedeutung des hervorragend entwickelten und stark spezialisierten Auges.

Coleopteren: Carabiden.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Ueber die Sehverhältnisse der Carabiden sind wir durch die Arbeiten Friedrichs' und Hüsings verhältnismäßig gut orientiert, zumal beide Autoren sich bemüht haben, unter besonderer Berücksichtigung von Lebensweise und Tierversuch ein möglichst umfassendes Bild vom Sehen dieser Käfer zu erhalten. Diese und auch die allgemeiner gehaltene, physiologische Arbeit von Schaller unterscheiden sich wesentlich von älteren, zumeist rein morphologischen Untersuchungen (Joh. Müller, Schultze, Gre-

NACHER, EXNER, KIRCHHOFFER). Die vorliegenden Untersuchungen haben den Sinn, die bereits vorhandenen Ergebnisse durch Hinzuziehen noch nicht bearbeiteter Tiere zu ergänzen, und sie in das Gesamtbild vom Sehen räuberischer Insekten einzuordnen.

Es wurden folgende Arten geschnitten und untersucht:

Cicindela silvatica L.
Calosoma sycophanta L.
Carabus coriaceus L.
Notiophilus biguttatus Fbr.
Cybister laterimarginalis Geer.
Dytiscus marginalis L.

b) Anatomie des Ommatidiums.

Das Carabidenauge gehört zu dem eukonen Typus GRENACHERS. Jedes Omma besitzt acht Retinazellen, von denen die achte teilweise stark rudimentär ist. Während man nun bei *Cicindela* und auch bei *Calosoma* ein normales, d. h. distal bis an den Kristallkegel heranreichendes Rhabdom kennt, liegen die Verhältnisse bei den ins Wasser gegangenen Carabiden, den Dytisciden, bereits erheblich anders. Hier reicht das Rhabdom nicht mehr bis an den Kristallkegel heran, sondern endet, sich allmählich verjüngend, noch vor der Mitte der Retinula. Etwas Aehnliches, wenn auch nicht in so ausgeprägter Form, fand ich bei *Carabus coriaceus* L. Auch hier reicht das Rhabdom nur bis ungefähr zur Hälfte der Retinula, womit auch dieses Auge bereits zum Superpositionstyp hinneigt. Dies ist nicht weiter verwunderlich, wenn man bedenkt, daß *Carabus coriaceus* L. hauptsächlich in der Dämmerung oder nachts seinem Nahrungserwerb nachgeht.

c) Pigmentierung.

Schnitte durch die Augen von *Cicindela sylvatica* L. und *Calosoma sycophanta* L. zeigen als ausgesprochene Tagformen eine entsprechend reichliche Pigmentierung. Das die Kristallkegel fast vollkommen einschließende Irispigment erstreckt sich proximal bis über die Mitte der Retinula und wird nach kurzer Unterbrechung durch das von der Basalmembran her stabförmig vordringende Retinapigment abgelöst. Erheblich anders liegen die Dinge bei *Carabus coriaceus* L. und den untersuchten Dytisciden. Während bezüglich des Retinapigmentes keine wesentlichen Unterschiede feststellbar sind, erreicht das Irispigment bei weitem nicht die starke Ausdehnung der oben beschriebenen Formen. Dadurch kommt zum Ausdruck, daß eine so starke Isolierung der einzelnen

Facetten hier nicht mehr angestrebt wird. Dies im Verein mit der bereits beschriebenen Verkürzung des Rhabdoms und den noch zu besprechenden unterschiedlichen Ganglienverhältnissen weisen auf einen Anschluß an das Superpositionsauge hin, das bei den Dytisciden nahezu erreicht ist, und lassen einen gleitenden Uebergang von dem durch Cicindela demonstrierten Appositionsauge zu dem letztgenannten Typus hin erkennen (Abb. 7).

d) Optische Ganglien.

Unmittelbar unter der das Komplexauge proximal abschließenden Basalmembran liegt in voller Breite die Nervenbündelschicht, die aus einzelnen von jedem Ommatidium durch das Foramen austretenden Nervensträngen besteht. Diese zeigen nun bei den verschiedenen Arten verschieden große Ausdehnung. Bei *Cicindela* sind sie relativ kurz, bei *Calosoma* bereits beträchtlich länger und bei dem Dämmerungs- bezw. Nachttier *Carabus coriaceus* L. und den Dytisciden am längsten. Es bestätigt sich also auch hier bei den Laufkäfern die bereits von früheren Untersuchungen her bekannte Tatsache, daß die zuführenden Nervenstämme bei Tag- und Nachtinsekten in ihrer Länge auffallend verschieden sind.

Auf die Nervenbündelschicht folgt die Lamina ganglionaris, welche die von der Nervenbündelschicht nach proximal laufenden Nervenstämme aufnimmt und sie nach der erfolgten Kreuzung des ersten Chiasmas an die mittlere Fibrillärmasse weitergibt. Es steht in engstem Zusammenhang mit dem soeben Gesagten, daß die Lamina ganglionaris bei *Cicindela* als dem überlegenen Augentier entsprechend größer ausgebildet ist als bei den anderen Carabiden. Dies trifft natürlich auch für die restlichen Teile des Lobus opticus zu.

Was nun die mittlere Fibrillärmasse oder Medulla externa anbetrifft, so schreibt Hüsing, daß diese im Gegensatz zu *Cicindela*, *Dytiscus* und *Cetonia* bei den Carabinen nicht in drei Schichten unterteilt ist, sondern eine zusammenhängende Masse darstellt, „bei der keine weitere Teilung in Schichten festzustellen ist, als daß der distale Teil eine ausgeprägtere Parallelschichtung der Nervenbündel zeigt, während der restliche Teil von Glomerulensubstanz überwiegend erfüllt ist“ und weiter „von einer äußerst kleinen Schicht, die aus Nervenfasern in sehr lockerer Schichtung besteht und mitten durch die Medulla externa bei *Cicindela* hindurchläuft, war nichts zu bemerken“. Dazu ist zu sagen, daß ich bei *Calosoma sycophanta* L. diese Dreiteilung der Medulla externa und

somit auch die kleine mittlere Schicht recht deutlich sehen konnte. Ueberhaupt ist sie auf der Medulla externa der meisten Insekten gut zu unterscheiden. Zu den Ausführungen Friedrichs ist noch zu erwähnen, daß es nicht möglich war, in der mittleren kleinen Schicht der Medulla von *Cicindela silvatica* L. eine besonders markante distal-proximale Streichrichtung der Nervenfasern festzustellen, vielmehr zogen diese aus der mittleren, infolge geringerer Glomerulensubstanz heller wirkenden Schicht seitlich (nur an einer Seite) heraus, wobei die dritte proximal gelegene Schicht umflossen wurde, bevor mit den von der anderen Seite kommenden Nervensträngen die innere Kreuzung eingegangen wird. Auch bei *Calosoma* konnte in der Mittelschicht keine Parallelstreifung festgestellt werden, diese trat vielmehr in den beiden äußeren Schichten in Erscheinung, während in der Mitte lediglich ein heller Glomerulistreifen sichtbar war.

An die mittlere Fibrillärmasse schließt sich die innere Kreuzung an, die im Prinzip der ersten entspricht, nur etwas kleiner ausfällt. Ihre Nervenfasern umschließen die Peripherie der inneren Fibrillärmasse (Zentralganglion). Auch diese zeigt bei *Cicindela* eine gewisse Dreiteilung, was infolge ihrer Kleinheit nicht in dem Maße in Erscheinung tritt wie bei der mittleren. Bei *Calosoma* ist sie bereits recht klein, hier verschwinden diese Unterschiede derart, daß man praktisch nicht mehr erkennen kann, ob eine Unterteilung vorliegt. Bei *Dytiscus* ist wieder eine Teilung zu beobachten. Ferner ist hier eine sogen. Seitenfibrillärmasse vorhanden, die ein von distal nach proximal laufendes, von der eigentlichen Fibrillärmasse abgetrenntes Fasernbündel darstellt.

Durch zahlreiche Nervenfasern schließlich wird die Verbindung mit dem Protocerebrum erreicht. Die gesamten Ganglien sind von Stützzellen umgeben, deren Kerne besonders zahlreich an den peripheren Gebieten gelagert sind, und werden von kleineren und größeren Tracheen durchzogen.

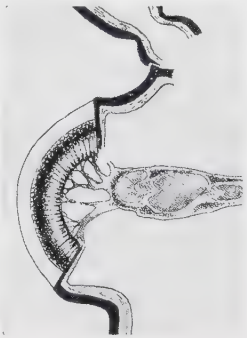
II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse der Ommatidien.

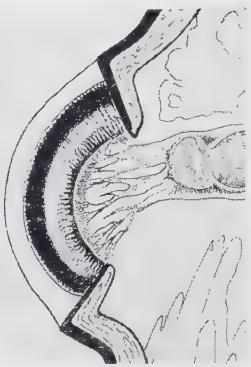
Vergleicht man einmal das horizontal geschnittene Facettenauge von *Cicindela silvatica* L. mit den entsprechenden, in der gleichen Vergrößerung wiedergegebenen Schnitten durch das Auge von *Calosoma sycophanta* L. und *Carabus coriaceus* L., so zeigt

Horizontalschnitt durch die Facettenaugen von:

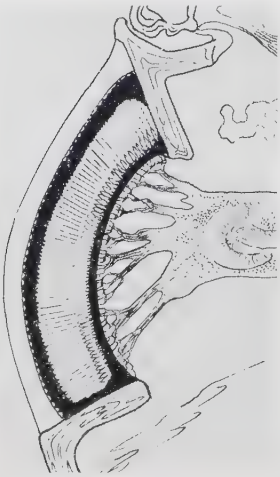
a) *Cicindela silvatica* L.



b) *Calosoma sycophanta* L.



c) *Carabus coriaceus* L.



d) *Cybister laterimarginalis* Geer.

e) *Dytiscus marginalis* L.

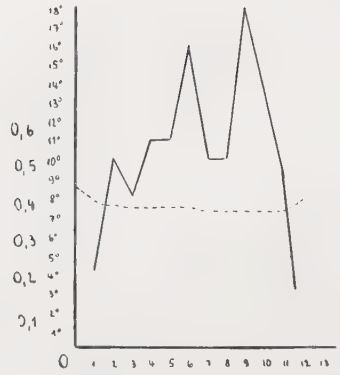
Abb. 7.

(Sämtliche Schnittbilder in gleicher Vergrößerung dargestellt. Frontalseite der Augen nach oben, Thorakalseite nach unten zeigend.)

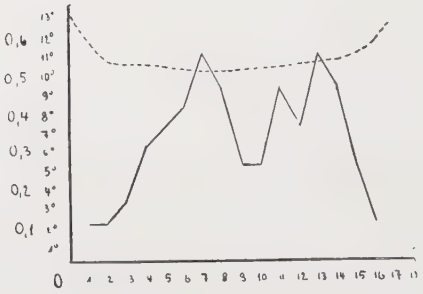
sich, daß das Auge des Sandlaufkäfers die der beiden anderen an Größe bei weitem übertrifft. Dies ist um so auffälliger, als sowohl Puppenräuber wie Lederlaufkäfer weit stattlicher sind als die relativ kleine *Cicindela silvatica* L. Aus diesem so naheliegenden und typischen Merkmal, das im übrigen gerade wegen seiner Auffälligkeit oft übersehen oder zu Gunsten schwierigerer, aber dafür weniger aufschlußreicher Untersuchungen vernachlässigt wird, läßt sich bereits ersehen, daß die Cicindelen bessere Augentiere sein müssen als *Calosoma* und *Carabus coriaceus* L. Neben den Größenverhältnissen fallen besonders folgende, ebenfalls recht unterschiedliche Merkmale auf. Durch die Untersuchungen Friedrichs wissen wir, daß sich in der Mitte des Cicindelenauges eine Zone schärferen Sehens befindet, die gegenüber den mit kürzeren Ommen ausgestatteten, großwinkeligeren Randpartien durch relativ lange Facetten und geringe Divergenzwinkel charakterisiert ist.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Carabinen und den Dytisciden? Ein Blick auf die Abbildungen der Horizontalschnitte von *Calosoma sycophanta* L., *Carabus coriaceus* L. und *Dytiscus marginalis* L. bezw. *Cybister laterimarginalis* Geer. lehrt, daß es sich hier um einen vollkommen anderen Typ handelt, der praktisch nichts mit den Cicindelen zu tun hat (Abb. 7). Bei sämtlichen Tieren verhalten sich die Längen- und Winkelverhältnisse der Facettenglieder in den einzelnen Zonen des Auges genau entgegengesetzt zu denen des Cicindelenauges. Dies will sagen, die Facettenglieder größerer Länge liegen hier nicht in der Mittelzone des Auges wie bei den Cicindelen, sondern frontal und thorakal. Besonders sind es die frontal gelegenen, die gewöhnlich relativ lang sind.

Entsprechend verhalten sich auch die Oeffnungswinkel des Carabinen- und Dytiscidenauges (Kurve 3 und 4). So schließen die frontalen fünf Ommatidien regelmäßig die niedrigsten Divergenzwinkel ein. Wie die Auswertungen ergeben, betragen sie bei *Calosoma sycophanta* L. 10°, bei *Carabus coriaceus* L. 4°, *Cybister laterimarginalis* Geer. 2° und erreichen in den Fünfergruppen 3 und 5 für *Calosoma sycophanta* L. mit 16° bezw. 20°, für *Carabus coriaceus* L. (Gruppe 6 und 9) mit 16° bezw. 18° und für *Cybister laterimarginalis* Geer. (Gruppe 7 und 8) mit je 11° ihr Maximum. Demnach würde also die größte Sehschärfe dieser Augen nicht in der Mitte, sondern in den frontalen und thorakalen Randzonen zu suchen sein.



Kurve 3.



Kurve 4.

Kurve 3. *Carabus coriaceus* L. (Horizontalschnitt!) Ommenwerte gestrichelt, Winkelwerte ausgezogen.

Kurve 4. *Cybister laterimarginalis* Geer. (Horizontalschnitt!) Ommenwerte gestrichelt, Winkelwerte ausgezogen.

b) Binokulares Sehen.

Im weiteren Gegensatz zu *Cicindela* kommt es bei sämtlichen letztgenannten Formen nicht zu einem Sichüberschneiden der frontalen Sehlinien. Diese konvergieren entweder überhaupt nicht oder aber so schwach, daß sie sich in einer Entfernung schneiden, die für das Käferauge praktisch ohne Bedeutung ist, sie also als parallellaufend aufgefaßt werden können. Somit ist es abwegig, bei den Carabinen von einem binokularen Sehraum zu sprechen, was andererseits wieder eine sichere Entfernungslokalisation ausschließt. (Eine gewisse Möglichkeit besteht allerdings bei *Notiophilus biguttatus* Fbr. und nach Hüsing bei den Gattungen *Elaphrus* Fabr. und *Blethisia* Bon., doch fehlen praktische Untersuchungen dazu noch gänzlich.) Bei den Cicindelen indessen haben wir ein ausgesprochenes Binokularsehen. Hier bilden die Sehlinien der frontalen Ommatidien eine große Anzahl von Schnittpunkten, die eine Entfernungslokalisation ermöglichen. In diesem Zusammenhang recht wertvolle Ergebnisse erhielt Friedrichs an Hand von Lackierungsversuchen.

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Es fällt ohne weiteres auf, daß die Augen der Cicindelen frontal weit stärker emporgewölbt und kugeliger gestaltet sind als

die der Carabinen und Dytisciden. Vielmehr geht bei diesen, besonders bei den Dytisciden, eine streng laterale Anordnung mit relativ schwacher Vorwölbung Hand in Hand. Eine konische Zuspitzung, wie sie Krumbiegel für *Carabus coriaceus* L. abbildet, konnte selbst an genauesten Schnittbildern nicht gefunden werden. Auch nicht für die Dytisciden, die doch nach Krumbiegel als heimische Nachttiere den Konus in besonders eindrucksvoller Weise zeigen müßten. Vergleicht man ferner die Hüsingschen Abbildungen von ebenfalls nächtlich raubenden Käfern, nämlich *Carabus granulatus* L. und *Calathus fuscipes* Goeze, so muß erwähnt werden, daß diese sich entsprechend verhalten, d. h. anstelle einer konischen Zuspitzung eher ein Flacherwerden des Auges zu verzeichnen ist. Betrachtet man nun aber Abbildungen von Cicindelen (Horn, 2000 Cicindelenbilder), so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß eine große Anzahl dieser reinen Tagtiere eine konische Zuspitzung des Auges aufweist. Ueberhaupt sprechen auch die Augen anderer Tagformen, wie z. B. *Calosoma sycophanta* L. und *Carabus auratus* L. mehr oder wenigstens im selben Maße, wie die der angeführten Nachträuber, für eine konische Zuspitzung. Dasselbe bringen genaue Schnittbilder der beiden letztgenannten Formen zum Ausdruck. Daß die Augenformen bei den nördlichen Rassen spitzer, das Auge also mehr konisch ausläuft; bei den südlichen Rassen es indessen mehr kugelig ist, mag seine Richtigkeit haben. Die Verallgemeinerung indessen „Heimische Tag- und Nachttiere ergeben den gleichen Unterschied" erscheint sehr gewagt. Vor allem aber kann folgende Feststellung, die den inneren Bauplan des Auges betrifft, nicht bestätigt werden. Auf S. 276 seiner Ausführungen schreibt Krumbiegel: Inneranatomisch geht die Abflachung des Auges auf eine Kürze der Cornealinsen und Kristallkegel an den seitlichen Augenflächen im Vergleich zum Pole zurück, sowohl bei den *nemoralis*-Rassen wie auch bei den verschiedenen Tag- und Nachtspezies." Wie die Dinge bei *nemoralis* liegen, kann nicht beurteilt werden, doch muß soviel gesagt werden, daß sämtliche bisher geschnittenen Carabinenaugen an den Augenflächen keine kürzeren Cornealinsen bezw. Kristallkegel besitzen als in der Mitte. Diese im Gegenteil, wie exakte Messungen an Schnittbildern und der einfache Anblick lehren, in den Randzonen weitaus größer sind als in der Mitte (dem Krumbiegelschen Pole). Dieses Merkmal ist für Carabinen

und Dytisciden typisch und sowohl bunten Tagformen als dunklen Nachttieren eigen. Es kann somit also nicht als Charakteristikum für Abflachung angesehen werden, wie meines Erachtens überhaupt die konische Gestaltung des Augenumrisses nicht als Kriterium für die Lebensweise, zumindestens nicht in dieser verallgemeinernden Form gebracht werden kann.

In engem Zusammenhang mit Augenstellung und -gestalt steht die Frage nach dem Gesamtsehfeld, das sich aus der Summe der Elementarsehfelder und der Anzahl der Ommatidien zusammensetzt. Es beträgt für

Cicindela silvatica L. . .	189°	*Dytiscus marginalis* L. .	108°
Calosoma sycophanta L. .	134°	*Cybister laterimarginalis*	
Carabus coriaceus L. . .	123°	Geer.	102°

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Es wurde in dieser Hinsicht lediglich *Calosoma sycophanta* L. untersucht. Das verhältnismäßig einfache, wenig differenzierte Auge weist zwar eine wohlausgebildete Dioptrik auf — vor allem fällt die Cornea mit 0,09 mm recht dick aus — zeigt indessen betreffs des Corneadurchmessers nur geringe Unterschiede zwischen den einzelnen Augenpartien. So besitzen die kleineren Facetten einen Durchmesser von 0,02 mm, die größeren frontalen bzw. thorakalen einen solchen von 0,035 mm. Die Anzahl der Facetten von *Calosoma sycophanta* L. beträgt 3620.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Während auf den erstgenannten Punkt bereits im Kapitel Pigmentierung näher eingegangen wurde, und festgestellt werden konnte, daß ein gleitender Uebergang zwischen den Formen *Cicindela silvatica* L., *Calosoma sycophanta* L., *Carabus coriaceus* L. und den untersuchten Dytisciden vorhanden ist, muß zur Frage des funktionellen Anteils am Beutefang folgendes mitgeteilt werden.

Beobachtet man z. B. einen Carabiden im Freien, so kann man nur den Eindruck empfangen, als liefe der Käfer solange umher, bis er zufällig auf eine Beute stößt, die als solche wohl mit Hilfe des Tastsinnes und der Chemorezeption (Fühler und Labialpalpen) erkannt wird. Zu ähnlichen Feststellungen kommt von Lengerken. Er schreibt, daß die optische Wahrnehmung

beim Beuteerwerb keine große Rolle spielen dürfte, daß vielmehr das Tier bei der Nahrungssuche geradeaus liefe, wobei es dem Zufall überlassen bliebe, ob es auf eine Beute oder ein Hindernis stoße. Sei dies ein Wurm, so gerieten Labial- und Maxillarpalpen in Bewegung, und die Mandibeln schlügen in das Opfer ein. Das ganze Benehmen deutet also darauf hin, daß Tastreize, die von Geruchsreizen ausgelöst werden, beim Auffinden der Beute leitend sind. Entsprechende Ergebnisse erhält Hüsing durch seine Versuche an Carabinen, die durch eigene Beobachtungen und Untersuchungen bestätigt werden. Es läßt sich also formulieren:

Das Sehvermögen der Carabinen und Dytisciden ist für die Nahrungssuche von untergeordneter Bedeutung und wird weitgehend ersetzt durch Chemorezeption und Tastsinn. Dies gilt in besonderem Maße für die nächtlich raubenden Carabinen und die Dytisciden, wodurch deren Verwandtschaft mit den Carabinen erneut bestätigt wird, nicht aber für die Cicindelen, die beim Erwerb ihrer Beute ausgesprochen von Gesichtswahrnehmungen geleitet werden.

Hymenopteren: Sphegiden.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Von beutefangenden Hymenopteren wurden die Sphegiden untersucht, deren Weibchen bekanntlich entweder ihre in den Erdkammern sitzende Brut täglich mit frischer Nahrung versorgen (*Bembex*) oder aber die Brutröhren mit einem Ei und dem entsprechenden tierischen Nahrungsmaterial für die heranwachsende Larve belegen. Die Imagines ernähren sich von Pollen und Nektar und unterscheiden sich so wenig von den Apiden. Da nun das Auge von *Apis mellifica* L. durch viele Untersuchungen recht gut bekannt ist, erscheint es interessant, einmal das Auge einer solchen beutefangenden, solitär lebenden Grabwespe näher zu studieren. Es wurde zu diesem Zwecke *Bembex rostrata* L., als eine der stattlichsten und markantesten Sphegiden herangezogen und vergleichsweise noch *Psammophila hirsuta* Scop. und der Fliegenjäger *Mellinus arvensis* L. geschnitten. Was die Literatur anbetrifft, so sei neben Portillo, dessen Sphegidenuntersuchungen sich allerdings nur auf *Cerceris rybensis* L. erstrecken, noch Geyer erwähnt, der einige häufige Grabwespen rein morphologisch kurz beschreibt.

Doch auch diesen Arbeiten fehlt eine Beschreibung des Bembexauges, das, soweit sich die Literatur übersehen läßt, anscheinend noch nicht näher untersucht worden ist.

Es wurden also geschnitten:

Bembex rostrata L.
Mellinus arvensis L.
Psammophila hirsuta Skop.

b) Anatomie des Ommatidiums.

Ueber die Anatomie des Ommatidiums der angeführten Sphegiden ist wenig zu berichten, gehören diese doch dem eukonen Typus Grenachers an, auf den bereits in den vorangegangenen Kapiteln näher eingegangen wurde. Die Anzahl der Sehzellen beträgt acht; sie sind rosettenförmig angeordnet. Für *Bembex* sei noch bemerkt, daß die Cornea im Verhältnis zu Kristallkegel und Retinula ungewöhnlich dick ausfällt.

c) Pigmentierung.

Recht eigenartig gestalten sich auch für *Bembex*, deren Auge im folgenden in der Hauptsache geschildert werden soll, die Pigmentierungsverhältnisse. So fällt sofort das dunkle, violettbraune Retinapigment auf, das von proximal herkommend (an der Basalmembran ist es am dichtesten gelagert) sich im zentralen Teil des Auges bis zur Mitte der Retina erstreckt und hier von dem gelben Irispigment abgelöst wird, während es dorsal und ventral bis fast an die Kristallkegelspitzen heranreicht und in das dunkelbraune Hauptpigment übergeht. Dies gilt in besonderem Maße für die dorsalen Ommatidien. Im übrigen besitzt jedes Ommatidium seinen eigenen Kranz von Nebenpigmentzellen und zwei Hauptpigmentzellen, wodurch eine starke optische Isolierung der einzelnen Facettenglieder verbürgt ist.

d) Optische Ganglien.

Die optischen Ganglien von *Bembex* zeigen eine sehr stattliche Ausbildung. Auf die ungewöhnlich kurze Nervenbündelschicht folgt die normale, jedoch im Verhältnis zur mittleren und inneren gering erscheinende äußere Fibrillärmasse. Sehr gut entwickelt ist das mittlere Ganglion, das sich dem ansehnlichen ersten Chiasma anschließt. Auch läßt dieses Ganglion klar eine Schichtung erkennen, bei der besonders wieder eine breite, mittlere, hell er-

scheinende, von parallellaufenden Nervenfasern durchzogene Zone auffällt. Nach einem weiteren Chiasma folgt dann die ebenfalls relativ große innere Fibrillärmasse, deren Nervenfasern nach abermaliger Kreuzung in das eigentliche Hirn überführen.

II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe.

Horizontal- wie Vertikalschnitte durch die Facettenaugen von Sphegiden bringen zum Ausdruck, daß wir es bei diesen Tieren ebenfalls mit einem hochspezialisierten, ungleichmäßig gebauten Augentyp zu tun haben, der sich vom Bienenauge bereits weitgehend entfernt hat. So läßt sich bei *Bembex rostrata* L. u. a. schon auf den ersten Blick hin erkennen, daß z. B. auf einem Horizontalschnitt die inneren, medialen Ommatidien die weitaus größeren sind und geringere Winkel einschließen als die der lateralen Augenteile, die zwar große Winkel stellen, jedoch kurze Ommen besitzen. Noch auffälliger gestaltet sich dies bei Vertikalschnitten in sagittaler Richtung. Ein so geschnittenes Auge zerfällt in drei Teile und weist in den mittleren Partien mit 0,54 mm die längsten Ommatidien auf, die ihrerseits die kleinsten Winkel (bis zu 0°) einschließen, während die dorsalen und ventralen Augenteile großwinkligere und kurze Ommen besitzen. Es hat also auch hier die übliche Spezialisierung eingesetzt, die zur Entstehung einer zentralfrontalen Zone schärfsten Sehens führt.

b) Binokulares Sehen.

Ein binokulares Sehen findet zweifelsohne statt. Bei *Bembex* beträgt der Winkel, den die Verlängerungen der beiden am weitesten innen liegenden, frontalmedialen Ommen bilden, 35°. Der Abstand bis zum Schnittpunkt beträgt 3 mm. Es ist daher anzunehmen, daß Mundwerkzeuge und Vorderbeine im Bereich des Binokularfeldes liegen, daß sich sowohl nach dorsal wie ventral erstreckt. Sehr auffällig erscheinen die stark nach medial verschobenen Augen der Gattung Crabro, denen allem Anschein nach ein besonders markantes Binokularsehfeld zukommt, während es bei *Mellinus* und *Psammophila* noch nicht in dem Maße ausgeprägt ist, und teilweise noch ein gewisser Anklang an das streng lateral angeordnete, schmale Bienenauge zu erkennen ist.

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Wie die Umrißskizzen (Abb. 8) zeigen, nehmen die Facettenaugen auch bei *Bembex* den weitaus größten Teil des Kopfes ein. Vor allem erstrecken sie sich über die vorderen, frontalen Partien, lediglich Raum für Stirn und Mundwerkzeuge übriglassend. Im Vergleich zum Bienenauge hat hier also eine nach vorwärts gerichtete Wanderung des Auges stattgehabt, womit eine geförderte Entwicklung der frontalen Ommen Hand in Hand ging. Somit deutet auch das Bembexauge auf ein „markantes, nach vorn gerichtetes Sehen" hin, wie es Portillo, wenn auch in noch nicht so aus-

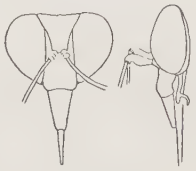


Abb. 8.
Umrißskizze des Kopfes von *Bembex rostrata* L.

geprägtem Maße, bereits bei *Cerceris rybensis* L., der Knotenwespe, vorfindet, und wie wir es in höchster Vollendung bei den Asiliden gesehen haben. Auch bei *Bembex* ist die bilaterale Symmetrie des Bienenaugentypus zugunsten der spezialisierten Anordnung gewichen, wobei die Entwicklung der frontalen, mittleren Ommen zur Hebung der Sehschärfe stark gefördert worden ist. Von *Apis mellifica* L. ausgehend, läßt sich diese Verbreiterung des Auges nach vorn über die Gattungen *Vespa*, *Philantus*, *Mellinus*, *Cerceris*, *Psammophila* bis zu *Bembex*, wo bereits eine recht stattliche Verschiebung vorliegt, verfolgen, um in der Gattung *Crabro*, deren Augen sich frontal nahezu berühren, ihr Maximum zu erreichen. Das Gesamtsehfeld von *Bembex rostrata* L. beträgt in vertikaler Richtung 235°. (Horizontalwerte konnten leider nicht gewonnen werden, da die entsprechenden Schnitte keine Auswertung zuließen).

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Wie schon aus der Anatomie des Einzelommatidiums ersichtlich wird, besitzt *Bembex* einen echten Kristallkegel, an den sich distal eine relativ starke Cornea anschließt. Der Größenunterschied der Facetten verschiedener Augenfelder ist beträchtlich.

So beträgt der größte Corneadurchmesser 0,05 mm, der kleinste 0,02 mm. Während der erstgenannte Wert lediglich für den frontalen Bezirk Geltung besitzt, findet sich der zweite sowohl im ventralen als auch im dorsalen Augenteil. Die Anzahl der Facetten des Auges von *Bembex rostrata* L. beträgt 10690.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich wurde, handelt es sich beim Facettenauge der Sphegiden um den Appositionstyp. Die Tiere fliegen ausschließlich während der Tageszeit und gewöhnlich nur bei sonnigem Wetter. Das Fangen der Beute für die Nachkommenschaft und das Wiederaufsuchen der Brutröhren geschehen im allgemeinen optisch. Wertvolle Ergebnisse bringen in diesem Zusammenhang die Untersuchungen Tinbergens am Bienenwolf *Philantus triangulum* L. Unter anderem wurde festgestellt, daß dieses Tier auf Grund rein optischer Reize seine Beute fängt, der weitere Entscheid darüber aber chemisch bedingt ist.

Rhynchoten.

I. Bauplan.

a) Allgemeines.

Auch die Untersuchungen über die Facettenaugen der Hemipteren und speziell der Wasserwanzen gehen bis auf Grenacher zurück. In neuerer Zeit waren es dann Bedau und Kuhn, die die Augen von Wasser- und Landwanzen in anatomisch-morphologischer Hinsicht genauer untersuchten. Von den in den letzten Jahren erschienenen, meist physiologischen Arbeiten verdient vor allem die von Lüdtke über das Auge von *Notonecta glauca* L. Beachtung.

Es wurden geschnitten und untersucht:

Rhinocoris iracundus Poda. *Naucoris cimicoides* L.
Nepa cinereа L. *Notonecta glauca* L.
Ranatra linearis L.

b) Anatomie.

Bereits seit Grenacher (1879) ist es bekannt, daß es sich beim Auge der Nepiden, die hier in der Hauptsache behandelt werden sollen, um den akonen, d. h. den kristallkegellosen Typ

handelt. Bedau hält zwar die Augen von *Nepa cinerea* L. und *Naucoris cimicoides* L. für Uebergangsformen von akon zu pseudokon, doch ändert dies nichts an der grundlegenden Einteilung Exners. Was die Anzahl der Sehzellen betrifft, so liegt auch bei den untersuchten Hemipteren die Achtzahl vor, wovon sechs distal und zwei weiter proximal angeordnet sind. Die Anordnung der mehr distal gelegenen Sehzellen ist kranzförmig. In der Mitte dieses an einer Seite offenen Kranzes befinden sich dann gewöhnlich die beiden restlichen, mehr oder minder rudimentären Sehzellen, die sich von der Basalmembran aus nach distal hin einschieben.

c) Pigmentierung.

Iris- und Retinapigment isolieren die einzelnen Ommen voneinander, so daß ein Appositionsbild zustande kommt. Auffällig bei den Wasserwanzen ist, daß bei einigen (*Ranatra linearis* L., *Notonecta glauca* L.) das Pigment der Nebenpigmentzellen im ventralen Augenteil leuchtend rot ist, im dorsalen dagegen gelbe Färbung aufweist. Die umgekehrten Verhältnisse findet man bei *Naucoris cimicoides* L. vor, während *Nepa cinerea* L. einfarbig braunes Pigment führt.

d) Optische Ganglien.

Auch die Rhynchoten und besonders die hier näher untersuchten Wasserwanzen bestätigen in auffallender Weise die Ansicht, daß schlecht sehende Formen und Nachttiere relativ lange zuführende Neuriten und gering entwickelte Ganglien haben. So weist z. B. das Augentier *Notonecta glauca* L. weit mächtigere Ganglien auf als *Nepa cinerea* L. oder *Naucoris cimicoides* L., während *Ranatra linearis* L. eine Art Mittelstellung einnimmt. Auch die einzige untersuchte räuberische Landform *Rhinocoris iracundus* Poda. besitzt kleine Ganglien und eine lange Nervenbündelschicht. Betreffs der Anatomie des Lobus opticus ist indessen nichts Auffälliges festzustellen. Lediglich die Nervenbündelschicht liegt bei *Nepa cinerea* L. und *Naucoris cimicoides* L. sehr hoch dorsal und besteht in der Hauptsache nur aus einem dünnen Strang, der erst nahe der Basalmembran auffasert. Fast dasselbe Bild bietet *Rhinocoris iracundus* Poda., nur ist hier der zuleitende, ebenfalls erst an der Basalmembran auffasernde Strang von größerem Umfang und etwas kürzer.

Drei Chiasmen verbinden die drei hintereinander gelegenen optischen Ganglien untereinander und mit dem eigentlichen Hirn.

II. Optik.

a) Längen- und Winkelverhältnisse einschl. der damit in engem Zusammenhang stehenden Sehschärfe.

Die Längen- und Winkelverhältnisse der Rhynchotenaugen und besonders auch der Wasserwanzenaugen sind recht mannigfach; es sollen daher im folgenden nur die auffälligsten und interessantesten Tatsachen näher besprochen werden. Wenn dabei von *Notonecta glauca* L. abgesehen wird, so geschieht dies nur deshalb, weil dieses infolge seiner relativ großen Augen oft und gern bearbeitete Tier bereits recht genau bekannt ist. Es sei nur soviel erwähnt, daß das Notonectaauge in drei funktionell verschiedenwertige Teile zerfällt, deren Abgrenzungen, wie bei fast allen Räuberaugen, nicht starr morphologisch bedingt sind, sondern Uebergänge aufweisen. So kennen wir eine engwinkeligere und langommige Mittelzone, die in eine weitwinkeligere Ventral- bezw. Dorsalzone übergeht. Näher untersucht wurden vor allem *Ranatra linearis* L., *Nepa cinereа* L. und *Naucoris cimicoides* L. und zwar hauptsächlich an Sagittalschnitten, die das Wesentliche dieser Augen, die dorsale bezw. ventrale Differenzierung sowie die entsprechenden Winkelverhältnisse deutlich erkennen lassen. So weist z. B. das Auge von *Ranatra linearis* L. im mittleren dorsalen Teil eine stärkere Differenzierung auf, die in langen Ommatidien und niedrigen Winkelwerten ihren Ausdruck findet. Daß diese, wenn auch nicht sehr markant ausgebildete Zone mehr in der Mitte des Auges liegt, ist interessant und kann als weiteres Merkmal für die Reihe *Notonecta*, *Ranatra*, *Naucoris*, *Nepa* gewertet werden. Auch die verhältnismäßig hohe Anzahl der Ommen erinnert noch stark an das Notonectaauge. Bei *Nepa cinereа* L. findet sich eine Differenzierung, soweit man in diesem Falle überhaupt davon reden kann, im ventralen Augenteil, doch ist, wie gesagt, diese nicht zu vergleichen mit der von *Notonecta glauca* L. oder gar von *Mantis religiosa* L. bezw. *Laphria gibbosa* L. Immerhin sind gewisse Unterschiede der Ommatidienlängen und Oeffnungswinkel in dem verhältnismäßig primitiven Nepaauge zu verzeichnen. So stehen mit 25° bezw. 18° die kleinsten Winkel in Verbindung mit den längsten Ommen (0,22 mm bezw. 0,23 mm). Noch weniger ausgeprägt sind die

Verhältnisse in dem ebenfalls recht primitiven Naucorisauge. Während hier die Ommatidien der ersten, frontalen Gruppe die größten Längen besitzen, bilden sie zugleich auch den größten Winkel (45°) im Gegensatz zur Schlußgruppe (4), deren Ommen mit 26° den geringsten Winkel einschließen und mit 0,17 mm bezw. 0,18 mm den kleinsten Längenwert stellen. Hier bei *Naucoris cimicoides* L. kann man von einer Augenspezialisierung kaum noch reden, findet man doch im Sagittalschnitt nur noch 18—20 Ommatidien vor. Zugleich erkennt man die geringe physiologische Leistungsfähigkeit der Wasserwanzenaugen (eine Ausnahme bildet *Notonecta glauca* L.), die besonders im physiologischen Teil ihre Bestätigung findet.

b) Binokulares Sehen.

Wieder können wir *Notonecta glauca* L. unberücksichtigt lassen, da die entsprechenden Werte bereits von Lüdtke gewonnen wurden. So mißt das frontale Binokularfeld 94°, das dorsale 120° und das ventrale 80°. Bei *Nepa cinerea* L. mißt das dorsale 96°, das frontale 54°, für *Ranatra linearis* L. und *Naucoris cimicoides* L. sind die entsprechenden Werte 102° bezw. 34° und 70° bezw. 56°. Ventrale konnten — soweit sie überhaupt vorhanden — nicht gewonnen werden, da die entsprechenden Schnitte ausfielen.

Inwieweit das Binokularfeld bei den Wasserwanzen praktisch eine Rolle spielt, ist für die einzelnen Arten verschieden und soll für *Nepa* im physiologischen Teil gezeigt werden.

c) Augenstellung, -gestalt und Gesamtsehfeld.

Ueber die Stellung der Augen lassen sich bereits aus den vorangegangenen Kapiteln Rückschlüsse ziehen. Während sie bei *Rhinocoris iracundus* Poda., *Ranatra linearis* L. und *Nepa cinerea* L. kugelförmig an beiden Seiten hervorquellen und in der Hauptsache nach vorn und oben gerichtet sind, ist ihre Gestalt bei *Notonecta glauca* L. und vor allem bei *Naucoris cimicoides* L. weit differenzierter. Aus der relativen Größe der Augen läßt sich erkennen, inwieweit man es mit Augentieren zu tun hat. Besonders aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich von *Notonecta glauca* L. mit der etwa gleichgroßen *Nepa cinerea* L.

Das Gesamtsehfeld in vertikaler (sagittaler) Richtung beträgt für *Ranatra linearis* L. 230°, für *Nepa cinerea* L. 184° und für *Naucoris cimicoides* L. 131°. Auch hier liegt also eine gewisse

Reihenbildung vor, zumal, wenn man den von Lüdtke gefundenen Wert für *Notonecta glauca* L. mit 280° berücksichtigt.

d) Dioptrischer Apparat und Lichtstärke.

Das akone Auge von *Nepa cinerea* L. ist charakterisiert durch die starke, mit nach distal gerichteten, zapfenförmigen Vorsprüngen versehene Cornea. Da die Facettenanzahl des Augentieres *Notonecta glauca* L. von Lüdtke mit 3567 angegeben wird, ist es nicht ohne Reiz, diese Zahl mit der des primitiven Nepaauges zu vergleichen. Mit 460 Facetten stellt *Nepa cinerea* L. noch nicht einmal den siebenten Teil der Facettenanzahl des Rückenschwimmers dar, woraus hervorgeht, daß die Lichtstärke des Nepaauges bei weitem geringer sein muß als die von *Notonecta glauca* L. und wohl von sämtlichen anderen, in diesem Zusammenhange untersuchten Räubern. Der Corneadurchmesser des Nepaauges bewegt sich zwischen 0,02 und 0,03 mm.

III. Appositions- oder Superpositionsauge sowie die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang.

Aus Bau und Pigmentierung geht hervor, daß die untersuchten Formen Appositionsaugen besitzen. Trotzdem weisen nach Bedau das Notonecta- und Corixaauge eine deutliche Pigmentverschiebung auf, die sich dahingehend äußert, daß bei starker Bestrahlung in direktem Sonnenlicht das sogen. Lichtauge und bei Dunkelheit bezw. schlechten Lichtverhältnissen das Dunkelauge entsteht. Dieses unterscheidet sich von dem ersteren dadurch, daß sämtliches Pigment nach proximal und distal abgewandert ist, so daß die Mitte der Retinula vom Pigment entblößt ist. Eine solche Zusammenballung des Pigments erstreckt sich sogar noch auf die proximal der Basalmembran liegenden, ableitenden Nervenäste. Die Einrichtung des Dunkelauges ist sicher insofern von Bedeutung, als die Tiere nachts oft das Wasser verlassen und umherfliegen, wobei ihnen eine funktionsfähige optische Orientierung von großem Nutzen ist. Sie kommt dadurch zustande, daß im Dunkelauge mehrere Rhabdome durch einen Lichtstrahl gleichzeitig gereizt werden können, wodurch die Bildung von Zerstreuungskreisen gefördert wird.

Auf die Frage nach dem funktionellen Anteil der Augen am Beutefang ist zu antworten, daß dieser bei den untersuchten Hemipteren recht verschieden ist, und daß er mit Ausnahme von *Notonecta glauca* L. längst nicht die Bedeutung verdient, die ihm

z. B. Bedau auf Grund rein morphologischer Untersuchungen zuschreibt. Hätte er die Biologie der Tiere näher studiert oder in Versuchen mit ihnen gearbeitet, so wäre es ihm z. B. sicher nicht entgangen, daß *Corixa Geoffroy* ein harmloser Algenfresser ist und somit zu Recht ein undifferenziertes Auge aufweist.

Es ist nun Aufgabe des physiologischen Teiles dieser Arbeit, den Beweis betreffs der untergeordneten Bedeutung des optischen Sinnes beim Beutefang der Wasserwanzen zu erbringen. Beobachtungen an *Ranatra linearis* L. und eingehende Versuche mit *Nepa cinerea* L. zeigen deutlich, daß der primäre Faktor hier der Tast- und Erschütterungssinn ist, und erst in zweiter Linie optische und Orientierung durch Chemorezeptoren hinzukommen. Damit soll indessen nicht gesagt werden, daß die letztgenannten Sinnesorgane funktionslos und somit sinnlos seien, im Gegenteil, erst die Kombination aller bildet eine Ganzheit und sichert unter den verschiedenen Lebensbedingungen und Lebensmöglichkeiten Erfolge

D. Physiologisch-funktionelle Untersuchungen.

I. Biologische Beobachtungen.

a) Freilandstudien.

Odonaten.

In der Hauptsache wurden Arten der Gattungen *Aeschna*, *Libellula* und *Sympetrum* beobachtet. Diese Tiere, die z. T. recht hoch über Wiesen und Kahlschlägen dahinjagen, um kleinere Insekten zu erbeuten, sind selbst garnicht so leicht einzufangen. Vor allem werden sie durch hastige oder überhaupt schnelle Bewegungen regelmäßig verscheucht. Lediglich, wenn sie sich irgendwo niedergelassen haben, gelingt es, sie bei behutsamer Annäherung zu überlisten. Sprechen oder Rufen stört sie indessen nicht, ja nach Demoll vermögen selbst Büchsenschüsse die Tiere nicht zum Auffliegen zu bringen.

Was die Nahrung der Libellen anbetrifft, so werden wohl in der Hauptsache Dipteren erbeutet, doch scheinen die Tiere nicht planmäßig die in großen Schwärmen tanzenden Insekten zu berauben. Daß neben Dipteren noch alles mögliche andere eingefangen und gefressen wird, liegt nahe. So fing ich z. B. einmal eine *Aeschna* aus der Luft, die die sogen. Dornzikade, *Centrotus cornutus* L.,

erbeutet und bereits angefressen hatte. Ueberhaupt geht der Freßakt verhältnismäßig schnell vor sich, so daß Lepidopteren innerhalb von zwei bis drei Minuten verzehrt werden, während Raubfliegen zu diesem Zwecke das Fünf- bis Achtfache der Zeit benötigen.

Die Jagd selbst wird im allgemeinen nur nach solchen Insekten ausgeführt, die über den Libellen umherfliegen und sich gegen den hellen Himmel gut abheben. Dies wird sofort verständlich, wenn wir noch einmal zurückschauen auf die Anatomie des Aeschna- oder Sympetrumauges mit seinem pigmentarmen, engwinkligen, doch langfacettigen Stirnauge, das bekanntlich der Bildung von Zerstreuungskreisen Vorzug leistet und eine Spezialisierung für das Sehen sich schnell bewegender Umrißbilder darstellt. „Daraus wird weiter verständlich — schreibt Demoll — daß die Libellen stets von unten die Beute anzufliegen scheinen.“ Nach Beschreibungen des selben Autors werden Schmetterlinge bereits aus drei bis vier Meter Entfernung bemerkt und stets mit den dorsalen Augenpartien fixiert. „Sie (die Libellen) begnügen sich jedoch nicht damit, das Objekt in einen beliebigen Bezirk des dorsalen Gesichtsfeldes zu bringen, sondern sie führen die Fixierbewegungen stets so aus, daß das Objekt in die Mediansagittalebene des Kopfes zu liegen kommt und in dieser so, daß ihm der Teil des Kopfes zugekehrt ist, der nach vorn oben sieht. Die Fixierbewegungen zur Seite erreichen im Ganzen einen Umfang von gegen 180°.“ Das Ergreifen geschieht wie bei den Raubfliegen mit dem ersten bezw. den ersten Beinpaaren; der Freßakt geht, wie schon erwähnt, in der Luft vor sich.

Gänzlich anders verhalten sich die Calopterygiden. Diesen schwachen, dunkel gefärbten Tieren fehlt der reißende, ungestüme Flug der Aeschniden und Libelluliden. Ihr Biotop sind kleine, einsame Waldbäche und fließende Gräben, an denen sie langsam hin und her flattern und sich sehr oft niedersetzen. Ueber ihre Jagd und Ernährung gelang es durch Eigenbeobachtung nicht, Näheres zu erfahren. Doch deuten der wenig bemuskelte Körper, der somit flatternde, langsame Flug und vor allem das von dem oben geschilderten vollkommen abweichende Auge, das indessen mit seinem Binokularfeld und seiner scharf abgesetzten, frontal gelegenen Stelle schärfsten Sehens durchaus den Räubertyp verkörpert, auf eine andere Jagdmethodik hin. *Calopteryx* soll sich, wie den Ausführungen Bartels' zu entnehmen ist, hauptsächlich durch Raub sitzender Tiere ernähren.

Dipteren (Asiliden).

Beim Einfangen des Laphriamaterials bot sich reichlich Gelegenheit, das Verhalten der Tiere bei der Jagd zu beobachten. Wie bekannt, sitzen sie zu diesem Zwecke gewöhnlich auf Kiefernstubben größerer Kahlschläge, in denen sie auch ihre Entwicklung durchmachen, die Ende Mai bezw. im Juni mit dem Schlüpfen der Imago ihren Abschluß findet. Um diese Zeit schauen überall die hellen, leeren Puppenhäute aus den Bohrlöchern hervor, so daß man, ohne die Tiere zu sehen, bereits an Hand dieses Merkmals auf ihr Vorkommen schließen kann. Die Imagines — es scheinen, nach den Fangergebnissen zu urteilen, in der ersten Zeit die Männchen zu überwiegen — hört und sieht man dann bis Ende Juli umherfliegen. Sie leben, wie es schon ihr deutscher Name „Mordfliege" zum Ausdruck bringt, ausnahmslos vom Raube und nehmen alles, was ihnen an größeren und kleineren Insekten ins Gesichtsfeld gerät. Entsprechend verhalten sich die echten Asiliden, die eine bunte Liste von Beutetieren zeigen, welche teilweise größer und schwerer sind als sie selbst. Dabei werden auch Hymenopteren, wie es scheint, ohne nachteilige Folgen überwältigt und ausgesaugt. So fing ich selbst eine *Laphria gibbosa* L., die sich gerade mit einer Cryptine in den Beinen niederließ, um diese auszusaugen. Weiter befanden sich in der Sammlung des bekannten Dipterologen M. P. Riedel, Frankfurt (Oder), unter zwanzig Fällen, in denen Asiliden mit Beute genadelt worden waren, nicht weniger als sechs Hymenopteren, davon allein drei Honigbienen. Es handelt sich hierbei also um den vierten Teil, der Gesamtbeute. Natürlich lassen sich aus dieser bescheidenen Zahl von zwanzig Fängen noch keine exakten zahlenmäßigen Anteile erzielen, doch scheint der Prozentsatz relativ hoch zu sein, zumal auch in der Literatur des öfteren Hymenopteren als Beute von Asiliden erwähnt werden. Coccinelliden werden ebenfalls nicht verschmäht, fanden sich doch an einem Tage unter nur vier Fängen bereits zwei Vertreter dieser Gattung als Laphriabeute vor, am nächsten Tage unter nur fünf Fängen einer. Da die Tiere teilweise schon ausgesaugt waren, besteht kein Zweifel, daß das Cantharidin den Asiliden und speziell *Laphria gibbosa* L. bekommt.

Wie alle beutefangenden Insekten reagieren die Mordfliegen außerordentlich stark auf Bewegungen. Sobald ein sich bewegendes

Insekt erblickt wird, was wohl hauptsächlich mit den randständigen, großwinkligen Ommatidien geschieht, stellt sich die Fliege durch Drehen des Kopfes telotaktisch auf die Beute ein. Dabei versucht das Tier zweifelsohne, seine Beute mit den mittleren Augenpartien, die, wie wir aus den anatomisch-morphologischen Untersuchungen wissen, eine hohe Sehschärfe aufweisen, zu fixieren, um den geeigneten Augenblick zum Ueberfall abzupassen. (Entfernungslokalisation mit Hilfe der Schnittpunkte des Binokularsehfeldes. Siehe spätere Ausführungen!) Beim Fixieren gelingt es dem Tier nach Kühn, auf der Drehscheibe durch Drehen des sehr beweglichen Halses bis zu einem Winkel von 45° das eingestellte Gesichtsfeld zu halten. Beim Weiterdrehen kehrt dann der Kopf sprungweise gegen die Körperlängsachse zurück und zeigt den typischen Drehnystagmus. Dazu ist noch zu sagen, daß das Tier seine Kopfbewegungen durch entsprechende, den Körper aufrichtende Beinbewegungen unterstützt. In bezug auf den Menschen findet dieses Fixieren bereits in einer Entfernung von 3,5 m statt. Sobald man sich der Grenze dieser Zone nähert, wird das Tier aufmerksam und beginnt, die beschriebene Drehreaktion auszuführen, während es vorher nicht die geringste Bewegung zeigte. Dieser Versuch wurde gegen fünfzigmal gemacht und durch nachträgliches Abschreiten eine durchschnittliche Entfernung von 3,5 m festgestellt. Einen etwas geringeren Wert, nämlich 3 m, zeigt *Laphria flava* L.

Nomachimus- und Dasypogonarten zeigten kein so ausgeprägtes Fixieren. Dies wird verständlich, wenn man sich das Schnittbild ihres Auges betrachtet, dessen Mittelfeld längst nicht so extrem entwickelt ist wie bei den Laphriaarten.

Carabiden.

Da auf die Biologie der Cicindelen in der ausführlichen Arbeit von Friedrichs eingegangen wird, erübrigt sich eine nähere Beschreibung. Es sei lediglich nochmals erwähnt, daß die Cicindelen ausgesprochene Sonnentiere sind, hauptsächlich auf trockenen, sandigen Feld- und Heidewegen leben und sich als Larven wie Imagines von kleineren Insekten ernähren, bei deren Fang der Gesichtssinn leitend ist. Die zur Untersuchung verwendete Art (*Cicindela silvatica L.*) wurde auf einem trockenen, sandigen, jedoch stark besonnten Waldweg inmitten eines hügeligen Kiefernforstes gefangen.

Obwohl *Calosoma sycophanta L.*, der allbekannte Puppenräuber, Tagtier ist, läßt er sich draußen doch nur schwer beobachten, da er seinem Beutefang auf Bäumen nachgeht und bei uns, insofern nicht starker Schädlingsbefall herrscht, nur vereinzelt auftritt. Wie bekannt, ist er forstlich von nicht unwesentlichem Nutzen und hilft besonders bei Befall von Kiefernspinner, Nonne, Schwammspinner und Kieferneule das gestörte Gleichgewicht wiederherstellen. In den Vereinigten Staaten von Nordamerika hat man ihn sogar bei der Ueberhandnahme des Schwammspinners in größerer Zahl eingeführt und gute Erfolge erzielt. Es wurde seinerzeit festgestellt, daß die Imago allein im ersten Sommer 2—3000 Schwammspinnerraupen verzehrt, und daß diese Zahl (der Puppenräuber lebt durchschnittlich drei Jahre) noch im zweiten Sommer ansteigt. — Die zur Untersuchung benötigten Stücke wurden auf Sandwegen oder dem Boden von Kiefernwaldungen gefangen, wo sie im hellsten Sonnenschein umherliefen; eines ferner am Stamm einer Birke.

Im Gegensatz zu *Calosoma sycophanta L.* ist *Carabus coriaceus L.* ein reines Dämmerungs- bezw. Nachttier. Auch sein Nahrungserwerb unterscheidet sich von dem typisch agressiver Räuber, wie *Carabus auratus L., Carabus granulatus L., Calosoma sycophanta L.* u. a. insofern, als er mehr an tote bezw. durch Zertreten verletzte Regenwürmer und Schnecken geht. Auch vegetabilische Stoffe, wie Obst, Möhren, Pilze werden gern genommen, wobei es die Käfer nicht stört, wenn diese bereits in Fäulnis übergegangen sind. Somit verkörpert *Carabus coriaceus L.* den Typ des großen dunkel gefärbten, relativ plumpen, nächtlichen Räubers, der gegenüber den Cicindelen und bunten Tagräubern ein verhältnismäßig „friedliches“ Räuberleben führt. — *Carabus coriaceus L.* wurde hauptsächlich abends nach starkem Gewitterregen draußen angetroffen. Die Tiere liefen in der näheren Umgegend eines Waldsees umher, scheinbar bestrebt, auf eine vom Regen hervorgelockte Schnecke oder einen verirrten Regenwurm zu stoßen. Neben dem Lederlaufkäfer werden besonders noch *Procerus gigas* und der Schneckenspezialist *Cychrus* regelmäßig bei Regen ins Freie gelockt. Auch hieraus läßt sich folgern, daß diese Tiere einschließlich *Carabus coriaceus L.* aller Wahrscheinlichkeit nach keine Augentiere sind, sondern beim Auffinden und Ueberwältigen ihrer Beute in der Hauptsache von Tast- und Geruchsreizen geleitet werden.

Schließlich kann auch dem Geruchssinn der Dytisciden beim Erwerb der Beute nur recht untergeordnete Bedeutung beigemessen

werden. Von Lengerken schreibt in diesem Zusammenhang: „Während die Larve von *Dytiscus marginalis L.* ihrer Beute auflauert und sie in der Regel nicht verfolgt, schwimmt der Käfer suchend umher und verfolgt auch die entwischte Beute. Er wird von Gesichtswahrnehmungen scheinbar mehr beeinflußt als *Carabus*, ist jedoch in der Hauptsache auch auf Perzeption von Geruchsreizen angewiesen. Der Geschmackssinn tritt nur dann auffällig in Funktion, wenn die Beute Säfte ins Wasser entläßt. Die Suchbewegung von *Dytiscus*, *Acilius* und *Cybister* bestehen in einem hastigen, planlosen Hin- und Herschwimmen, bei dem es auf die Schaffung möglichst zahlreicher Möglichkeiten ankommt, mit der Nahrung in Verbindung zu kommen."

Hymenopteren (*Sphegiden*).

Einen den Cicindelen ähnlichen Biotop besitzen unsere Sphegiden. Es sind dies sandige Heideböden oder einsame Feldwege, in denen man die Brutkammern dieser Tiere findet. Besonders häufig und verhältnismäßig früh im Jahre sieht man die allerdings recht auffällig gefärbten *Ammophila-* und *Psammophila*arten, von denen die erstere hauptsächlich Lepidopteren einträgt, während für die letztgenannte Noctuidenraupen als Larvennahrung bekannt sind. Doch auch die Gattungen *Sphex* und *Bembex* sind weder zu übersehen noch durch ihr lautes Gesumm zu überhören. Während *Sphex* (*Chlorion*) *maxillosus F.* in der Regel Orthopteren einträgt, und es selbst mit *Decticus* aufnimmt, fängt *Bembex rostrata L.* größere Dipteren, die gewöhnlich im Fluge überwältigt werden. Was die Anzahl der Beute anbetrifft, so wurde nach Bischoff von einer Bembexlarve beobachtet, daß diese im Laufe ihrer Entwicklung 4 *Eristalis*, 5 Syrphiden, 2 *Musca*, 1 *Lucilia* und 3 Anthomyiden verzehrte. — Die zur Untersuchung benötigten Bembiciden wurden entweder auf blühendem Thymian gefangen oder unmittelbar in ihren Erdhöhlen, indem so lange gewartet wurde, bis sie mit Beute in der Brutkammer verschwunden waren, und dann der Eingang mit einer Glasröhre versehen wurde, in welche das Tier beim Zurückkommen hineingeriet. Ihre Flugzeit erstreckt sich über die Monate Juni, Juli, August, und zwar findet man sie nur an warmen, sonnigen Tagen. Recht früh im Jahr tritt dagegen *Psammophila hirsuta* Scop. auf, so daß man zu der Annahme gelangt, es müsse sich hier um überwinternde Weibchen handeln.

Als letzte von den drei untersuchten Arten wurde *Mellinus arvensis* L. gefangen und zwar bis Anfang Oktober. Diese Art fand sich hauptsächlich in bergiger Heidegegend vor und trug vor allem Pollenien ein, was insofern interessant ist, als auch Bischoff Fliegen der Gattung *Pollenia* als Beute von *Mellinus arvensis* L. anführt.

Rhynchoten.

Als Beute der hier behandelten Wasserwanzen, deren Biotop verkrautete Tümpel und Altwasser sind, werden natürlich in erster Linie Wassertiere in Frage kommen. Diese entstammen den mannigfaltigsten Tiergruppen, d. h. es wird alles genommen, was sich überwältigen läßt und genießbar ist. Von den untersuchten Formen sind *Ranatra linearis* L. und *Nepa cinereа* L. relativ langsame Tiere, die stundenlang irgendwo im seichten Wasser, womöglich versteckt zwischen Wasserpflanzen, sitzen und nach Beute Ausschau halten, die sie dann mit Hilfe der stattlich ausgebildeten Raubbeine einfangen. Die Naucoriden (und Belostomiden) sind dagegen schneller und erbeuten im allgemeinen ihre Nährtiere in der Bewegung. Besonders die Belostomiden sollen als gewandte Schwimmer auch Wirbeltiere (Fische und Amphibien) annehmen. Bei *Notonecta glauca* L. fungieren die Vorder- und Mittelbeine als Raubbeine, bei der Landwanze *Rhinocoris iracundus* Poda. findet man analog zu *Nepa* und *Ranatra* das erste Beinpaar zu Greifbeinen ausgebildet. Diese Wanze geht auf Doldenblüten kleinen, blütenbesuchenden Dipteren nach, wurde aber auch auf den Spitzen junger Kiefern lauernd vorgefunden. Was *Nepa cinereа* L. anbetrifft, so zeigen die Versuche im kommenden Teil der Arbeit, daß diese sich in erster Linie mit Hilfe der Tast- und Erschütterungsrezeptoren orientiert, die letzten Endes auf Trichobothrien zurückzuführen sind. Dieses Ergebnis steht in schönem Uebereinklang mit einer neuen polnischen Arbeit (Liche), die das Verhalten der Wasserläufer zum Thema hat und etwa folgendes besagt: Die Gerriden perzipieren die von einer aufs Wasser gefallenen Beute ausgehenden Wellen mit den Trichobothrien, dünnen, langen Tastsinneshärchen, die an den Gliedmaßen vereinzelt zwischen starken, kurzen Haarborsten stehen. — Die auf ruhiger Wasserfläche lebenden Arten werden zu ihrer Beute vorwiegend durch den Tastsinn geleitet. Die Augen sind von untergeordneter Bedeutung.

b) Beobachtungen im Laboratorium.

Mantiden.

Neben *Mantis religiosa* L., von der noch in den folgenden Kapiteln ausführlicher die Rede sein wird, wurden *Mantis japonica* Sauss. und *Tenodera superstitiosa* F. gehalten. Gefüttert wurden die Tiere in der Hauptsache mit Mehlwürmern, lediglich die Larven von *Mantis japonica* Sauss. bekamen Fliegen und zwar zuerst Drosophila, später Stubenfliegen und Sarcophaga. Kam eine solche Fliege in die Nähe einer Mantis, so wurde sie lebhaft mit den Augen verfolgt (besonders innerhalb der 5 cm-Zone) und nach längerem Fixieren gewöhnlich bei 2 cm Abstand eingefangen. Die äußerste Wahrnehmungsgrenze dieser Tiere scheint für Gegenstände von der Größe einer Stubenfliege bei etwa 30 cm zu liegen. Darüber hinaus fand jedenfalls kein Nachschauen oder Einstellen der Medianebene mehr statt. Auffällig erschien das bei diesen Tieren auftretende Pendeln, d. h. ein seitliches Hin- und Herbewegen des Körpers ohne Veränderung der Beinstellung. Diese Pendelbewegung trat stets auf bei angestrengtem Fixieren von Beutetieren und anderen Objekten. Interessant ist auch, daß *Mantis japonica* Sauss. auf weiße Pappe von 15 × 20 cm Größe bis zu 1 m Entfernung reagierte. Dabei wurde unter starkem Pendeln die Medianebene eingestellt und direkt auf die Pappe zu marschiert. Wurde diese nach oben bewegt, so folgten ihr die Versuchstiere mit den Augen ebenfalls bis ungefähr 1 m.

Die selben Feststellungen ließen sich mit *Tenodera superstitiosa* L. und *Mantis religiosa* L. machen. Auch diese Tiere sind in der Lage, Beuteobjekte von der Größe eines Mehlwurms bis zu 30 cm zu bemerken. Auch sie empfangen innerhalb der 5 cm-Zone besonders starke Reize, die bis zu 3 bezw. 2 cm dermaßen gesteigert werden, daß es zur Auslösung des Fangreflexes kommt. Innerhalb dieser Zone fand nur geringes Pendeln statt, das sich indessen verstärkte, wenn das Tier größere Objekte fixierte. So pendelte *Tenodera superstitiosa* F. beim Fixieren eines weißen Kartons von 50 × 50 cm aus 1 m Entfernung um 1—2 cm, aus zwei Metern bis zu 3 cm, aus 50 cm entsprechend weniger, also nur noch 0,5—1 cm.

Da dieses Pendeln, das sämtliche Mantiden zeigten, nach bisherigen Beobachtungen nur Tieren zukommt, deren binokulares Gesichtsfeld unbeweglich ist, sich also nur bei Formen findet,

die keine spontanen Augenbewegungen besitzen, kann man sich vorstellen, das es sich hier um eine Art Peilen, also ein von mehreren Seiten Ins-Auge-Fassen handelt. Es würde auf diese Weise also zu einem, wenn auch primitiven, sterischen Sehen kommen. Doch sind Tiefenlokalisation und räumliches Sehen selbst bei vielen Wirbeltieren noch ein Problem, wieviel mehr erst bei Wirbellosen.

II. Vorversuche zur Ermittelung der beim Beutefang leitenden Sinnesorgane an *Mantis religiosa* L., *Dytiscus marginalis* L. und *Cepa cinereia* L.

a) Chemische Reizung.

1. Reaktion normaler Tiere.

Mantis religiosa L.

Protokoll vom 8. 10. 1937.

Unmittelbar neben eine lauernde *Mantis* wird ein zerquetschter Mehl wurm geworfen, wodurch die Aufmerksamkeit der *Mantis* erregt wird. Da der Mehlwurm indessen ruhig liegen bleibt, wird bald keine Notiz mehr von ihm genommen, obwohl er nur 2 cm von dem Tier entfernt liegt, und Leibeshöhlenextrakt reichlich vorhanden ist. Es findet zwar lebhaftes Fühler- und Palpenspiel statt, setzt jedoch keinerlei Suchreaktion ein.

Protokoll vom 22. 11. 1937.

Auf das Vorwerfen einer geöffneten und teilweise zerdrückten Küchenschabe erfolgt keine Reaktion. Diese liegt 3 Minuten neben der *Mantis*, ohne beachtet zu werden.

Protokoll vom 10. 10. 1937.

Einer fressenden, sehr hungrigen *Mantis* wird der Mehlwurm weggenommen und unmittelbar neben das Tier gelegt. Es gelingt der Anbeterin nicht, diesen wiederzufinden. Lebhaftes Fühler- und Palpenspiel.

Protokoll vom 10. 10. 1937.

Ein zerdrückter Mehlwurm wird an einem Faden hängend aus 5 cm Entfernung sehr langsam dem Versuchstier genähert, ohne daß dieses davon Notiz nimmt. Selbst bei einer Annäherung auf 2, 1 bezw. 0,5 cm findet keine Reaktion statt. Erst als die Mundwerkzeuge unmittelbar mit dem Mehlwurmextrakt in Berührung kommen, setzt der normale Freßvorgang mit langsam nachfolgendem Festhalten der Beute vermittels der Raubbeine ein.

Aus den angeführten Protokollen läßt sich erkennen, daß *Mantis religiosa* L. beim Beutefang nicht von chemischen Reizen

geleitet wird. Diese scheinen sich lediglich auf die Einleitung des Freßvorgangs zu beschränken.

Dytiscus marginalis L.

Protokoll vom 20. 11. 1937.

In das Versuchsaquarium wird ein zerquetschter Mehlwurm geworfen, der langsam zu Boden sinkt. Beim Umherschwimmen geraten die Dytisciden in die Sinkspur des Mehlwurmes. Schlagartig setzt ein starker Erregungszustand ein, dem ein hastiges Suchen folgt, das nach wenigen Sekunden mit dem Auffinden und Fressen der Nahrung sein Ende findet. Es folgen noch lebhafte Balgereien um den Brocken, die einen hohen Erregungszustand der Tiere verraten.

Protokoll vom 26. 11. 1937.

Es wird ein Klümpchen Schabefleisch ins Wasser getaucht und wieder hinausgenommen. Nach Durchschwimmen der diesbezüglichen Stelle geraten die Käfer in hohen Erregungszustand mit anschließenden Such- und Freßbewegungen.

Protokoll vom 26. 11. 1937.

An der Glaswand herunterlaufender Fleischsaft oder Mehlwurmextrakt versetzt die Käfer in einen derartigen Erregungszustand, daß sie unter Freßbewegungen (lebhaftes Palpenspiel, Oeffnen und Schließen der Mandibeln) den Versuch machen, an der entsprechenden Stelle die Glaswand zu erklimmen.

Protokoll vom 28. 11. 1937.

Zwei Reagenzgläser, von denen eines eine Füllung von Glasperlen das andere von zerstückelten Mehlwürmern aufweist, werden an den offenen Enden mit gleich aussehenden Leinenläppchen abgebunden und damit ins Wasser getan. Schon nach wenigen Sekunden ist das mit Extrakt gefüllte Glas von den Dytisciden umlagert, während das andere unbeachtet bleibt.

Daraus geht hervor, das dem chemischen Sinn bei *Dytisus marginalis* L. (Entsprechendes wurde für *Cybister laterimarginalis* Geer. beobachtet) starke Bedeutung zukommt. Inwieweit Tast- und Erschütterungssinn bezw. optische Orientierung sich noch dazugesellen, soll an Hand der noch folgenden Versuche gezeigt werden.

Nepa cineria L.

Protokoll vom 3. 1. 1938.

In 2 cm Abstand von der regungslos lauernden *Nepa* wird ein Stückchen Schabefleisch unter möglichster Vermeidung von Wellenbewegung praktiziert. Das in Fangstellung verharrende, hungerige Tier nimmt davon keine Notiz

Protokoll vom 3. 1. 1938.

Dem fressenden Tier wird das Fleisch genommen und aus dem Wasser entfernt. Es findet lebhaftes, ungerichtetes Suchen in der näheren Umgebung statt. Nun wird das Fleischklümpchen vorsichtig wieder in das Wasser gelassen und so befestigt, daß es nur 3 cm unter der Oberfläche liegt. Die *Nepa* findet es trotz minutenlangen Suchens nicht, obwohl sie sich mehrmals in unmittelbarer Nähe befindet.

Protokoll vom 4. 1. 1938.

Es wird den hungrigen Tieren mit der Pipette, unter Vermeidung von Wellenbewegung, Fleischsaft in das Wasser gegeben. Der Erfolg ist negativ.

Protokoll vom 4. 1. 1938.

Zerquetschte Mehlwürmer werden in geringen Abständen versichtig zu den Tieren gelegt. Obwohl der Leibeshöhleninhalt der Mehlkäferlarven ins Wasser diffundiert, und ein den hungrigen Nepiden kurz vorher gereichter Mehlwurm ihnen wieder weggenommen worden war, sie also auf diese Beute eingestellt sind, gelingt es ihnen nicht, sich chemisch zu orientieren. Nur in einem Falle trifft ein Tier zufällig mit den Fangarmen auf einen Mehlwurm, der, nachdem er mit dem Rüssel geprüft worden ist, angenommen und ausgesaugt wird.

Protokoll vom 10. 1. 1938.

Bei dem Reagenzglasversuch, wie er beim Gelbrandkäfer verwandt wurde, zeigt *Nepa* kein zielgerichtetes Streben nach dem mit Mehlwurmextrakt gefüllten Glas. Treffen die Tiere zufällig darauf, so findet mitunter längeres Verweilen mit anschließendem Saugen statt. Doch kommt es andererseits auch vor, daß hungrige Tiere Minuten bis Stunden in unmittelbarer Nähe der Nahrungsquelle liegen, ohne daraufzueilen oder irgendwelche Erregung zu zeigen.

Aus den Versuchen mit der Wasserwanze *Nepa cineria* L. ergibt sich demnach für diese keine ausgeprägte chemische Orientierung, wie z. B. für *Dytiscus marginalis* L. Diese scheint vielmehr lediglich auf die Labialspitze beschränkt zu sein und aus einer kombinierten Tast- und Riechtätigkeit zu bestehen, denn vor jedem Anstich pflegen die Nepiden ihre Beute erst mit dem Labium prüfend zu berühren, um sich über deren Eignung zu vergewissern.

2. Reaktion geblendeter Tiere.

Da die Protokolle beidäugig lackierter Tiere von *Mantis religiosa* L. wie *Dytiscus marginalis* L. und *Nepa cineria* L. sich von denen normaler Tiere kaum unterscheiden, kann auf eine Wiedergabe verzichtet werden. Sie sind jedoch zur Kontrolle der ersteren von Wert und bestätigen als solche das ausgezeichnete chemische

Orientierungsvermögen von *Dytiscus marginalis* L., der somit auch nach Ausschaltung des optischen Sinnes in der Lage ist, Beute zu finden.

3. Reaktion antennen- bezw. palpenloser Tiere.

Mantis religiosa L.

Eine Kontrolle mit antennen- bezw. palpenlosen Tieren läßt betreffs der chemischen Orientierung nichts Neues erkennen. Eine Beeinträchtigung des Beutefanges solcher Tiere findet indessen anscheinend nicht statt, da frische, sich bewegende Mehlwürmer wie normal gefangen und verzehrt werden. Damit wird erneut bestätigt, daß der chemische Sinn bei *Mantis* für den Beuteerwerb von vollkommen untergeordneter Bedeutung ist und überlagert bezw. abgelöst wird von den gut entwickelten Facettenaugen.

Dytiscus marginalis L.

Protokoll vom 29. 11. 1937.

Dytisciden, denen die Antennen amputiert sind, wird ein Stückchen Schabefleisch ins Aquarium getan. Beim Durchschwimmen der Sinkspur geraten die Tiere in Erregung und beginnen lange umherzusuchen. Das Fleisch wird schließlich gefunden und verzehrt.

Protokoll vom 29. 11. 1937.

Es wird ein Tropfen Fleischextrakt mit der Pipette an die Gefäßwand gespritzt, so daß er in unmittelbarer Nähe eines ruhenden Käfers die Wasseroberfläche erreicht. Es setzen Erregungszustand und Freßversuche ein, die jedoch bald abklingen und nicht so intensiv erscheinen wie beim normalen Tier.

Protokoll vom 29. 11. 1937.

Reagenzglasversuch fällt positiv aus. Die Käfer sind — gewöhnlich nach längerem Suchen — in der Lage, die mit Fleisch gefüllte Röhre zu finden.

Das Ergebnis der Versuche mit antennenlosen Dytisciden lautet also: Die Käfer sind ohne Antennen durchaus noch imstande, sich chemisch zu orientieren, wenngleich Suche und somit Auffinden der Beute erschwert erscheinen.

Protokoll vom 2. 12. 1937.

Antennen- und palpenlose Tiere (Kiefer- und Lippentaster exstirpiert) erhalten nach längerem Hungern ein Klümpchen Fleisch. Die Tiere verhalten sich passiv.

Protokoll vom 2. 12. 1937.

Antennen- und palpenlosen Käfern wird Fleischextrakt in das Wasser gespritzt. Es erfolgt eine gewisse Suchaktion (Umherschwimmen), die indessen gleich wieder abklingt.

Protokoll vom 3. 12. 1937.

Reagenzglasversuch fällt negativ aus. Die Tiere vermögen nicht, das mit Fleisch gefüllte Röhrchen zu finden.

Protokoll vom 5. 12. 1937.

Es werden frische, sich bewegende Regenwürmer in das Aquarium gegeben. Die Versuche fallen negativ aus.

Die antennen und palpenlosen Dytisciden sind demnach nicht mehr fähig, sich sicher chemisch zu orientieren und ihre Nahrung wie vorher aufzufinden. Daraus geht hervor, zumal optischer und Tastsinn nicht ersetzend eingreifen, daß die Lokalisation mit Hilfe der Chemorezeptoren für den Nahrungserwerb leitend ist.

b) Taktile Reizung.

1. Das Verhalten normaler Tiere.

Mantis religiosa L.

Taktile Reize spielen für Mantis nur eine geringe Rolle, und dann nur soweit, als ihnen optische vorausgehen müssen. Hat z. B. eine Mantis einen Mehlwurm fixiert, so wird in einer bestimmten optimalen Entfernung der Reflex des Zuschlagens ausgelöst, dem der durch taktile Reize zur Auslösung kommende Reflex des Festklemmens zwischen den Raubbeinen folgt. Ob dabei das Beutetier oder gar der Tarsus des eigenen Beines festgehalten wird, der sich zufällig quer gelegt hat, ist für das Tier in diesem Stadium einerlei, ihm genügt es, daß es irgend etwas zwischen den Fangbeinen hat und so ein Berührungsreiz ausgelöst wird. Das nächste Stadium ist dann das Heranführen des waagerecht gehaltenen Beutetieres an die Mundwerkzeuge mit anschließendem, automatisch einsetzendem Freßvorgang. Zu diesem kommt es sogar, wenn, wie schon erwähnt, der eigene Tarsus „gefangen“ worden ist. In einem solchen Fall dauert der Freßprozeß indessen nur wenige Augenblicke. Zufällige Berührungen der lauernden *Mantis* durch vorüberkriechende Beutetiere spielten für den Fangvorgang keine Rolle, soweit sie nicht Hand in Hand mit der optischen Verfolgung gehen. So wird ein Berühren der Schreit- bezw. Raubbeine durch unwillige, abwehrende oder ausweichende Bewegungen quittiert.

Dytiscus marginalis L.

Protokoll vom 7. 12. 1937.

In das mit Dytisciden besetzte Aquarium wird mit der Pipette ein feiner Wasserstrahl gespritzt. Sofort werden die in der Nähe befindlichen Käfer unruhig und beginnen in der Umgebung des auftreffenden Strahles umherzusuchen. Die Reaktion klingt relativ schnell wieder ab.

Protokoll vom 7. 12. 1937.

Auftippen mit einem Glasstäbchen auf die Wasseroberfläche läßt die Tiere oft daraufzueilen, ohne daß sie indessen die hohe, durch chemische Reizung hervorgerufene Erregung zeigen. Ein Berühren der Kopfpartien der Käfer mit dem Stab läßt sofortiges Zupacken erfolgen.

Protokoll vom 7. 12. 1937.

Ein Abwerfen von Glasperlen in unmittelbarer Nähe ruhender Käfer versetzt diese in Erregungszustand (Umherschwimmen), der jedoch bald wieder abklingt.

Aus diesen und anderen nicht gebrachten Protokollen ersieht man also, daß der beim Beutefang von *Dytiscus marginalis* L. so trefflich wirksame chemische Sinn durch den Tast- bezw. Erschütterungssinn wirkungsvoll ergänzt wird.

Nepa cineria L.

Eine Fülle von interessanten Ergebnissen bringen die Versuche über den Tast- und Erschütterungssinn von *Nepa cineria* L. Es seien hier nur wenige typische Protokolle wiedergegeben.

Protokoll vom 15. 1. 1938.

Auf eine durch Auftippen eines Glasstäbchens auf die Wasseroberfläche hervorgerufene Wellenbewegung eilt die im Versuchsaquarium gehaltene, hungrige *Nepa* aus 8 cm Entfernung herbei, nachdem sie Fangstellung eingenommen und ihre Medianebene in Richtung auf das Wellenzentrum eingestellt hat. Nach mehrmaligem Stutzen und Orientieren wird die Stabspitze sicher und fest eingefangen, mit dem Labium geprüft und nach einigen Sekunden wieder losgelassen.

Protokoll vom 15. 1. 1938.

Verschiedene Nepiden werden mit Hilfe von Wassererschütterung, die ihrerseits durch rhythmisches Auftippen eines 5 mm starken Glasstabes auf die Wasseroberfläche hervorgerufen wird, aus 3, 5, 7, 10 und 12 cm herbeigelockt. Dabei spielt es keine Rolle, ob das Erregungszentrum der Wellen seitlich, vor oder hinter den Tieren liegt. Man kann diese förmlich wild machen und durch das gesamte Aquarium hetzen, indem man sie zu immer

neuen, an den verschiedenen Orten gelegenen Erregungsherden lockt, und es nicht zu einem Zufassen kommen läßt.

Protokoll vom 18. 1. 1938.

Eine durch Auftippen eines Pferdehaars erregte Wellenbewegung wird bis zu 5 cm Entfernung wahrgenommen, während Versuche aus 8, 10, 12 cm unbeantwortet bleiben. Anscheinend ist der von einem solchen Zentrum ausgehende Erschütterungsreiz schon zu schwach, um den Suchreflex auszulösen. Wie fein indessen das Wahrnehmungsvermögen für Erschütterungs- und Tastreize bei *Nepa* ist, geht daraus hervor, daß selbst das durch ein Menschenhaar hervorgerufene Wellenzentrum bis zu 3 cm Entfernung wahrgenommen wird. Es gelingt dabei sogar einigen Tieren daraufzuzuschwimmen, das Haar zu lokalisieren und es schließlich nach Berührung des Raubbeines einzufangen.

Protokoll vom 20. 1. 1938.

Anstelle des Glasstabes wird mit einem Mehlwurm, der an einem feinen Draht befestigt ist, die Wasseroberfläche erregt. Es folgen Einnehmen der Alarmstellung, Einstellen der Medianebene, Daraufzueilen, Einfangen und Aussaugen. Dasselbe geschieht mit schwarzen und weißen Stoffetzen, Papier- und Holzstückchen, nur mit dem Unterschied, daß diese nach 20—30 Sekunden währender, eingehender Prüfung mit der Spitze des Labiums wieder losgelassen werden.

Protokoll vom 21. 1. 1938.

Das an der Oberfläche lauernde Tier wird mit einer feinen, luftgefüllten Pipette angeblasen. Es erfolgen weites Herausstrecken der Raubbeine, so daß diese sich vollkommen über dem Wasserspiegel befinden, und jeweiliges blitzartiges Zuschlagen des linken bezw. rechten Fangbeines oder auch beider, je nach Lokalisation des Reizes. In einen noch intensiveren Erregungszustand geraten indessen die Tiere, sobald sie mit einem feinen Wasserstrahl besprengt werden. (Pipettendurchmesser 2 mm.) Die so behandelten Nepiden drehen sich hin und her und schlagen wie toll nach den auftreffenden Wasserstrahlen.

Protokoll vom 23. 1. 1938.

Auch der Glasperlenversuch fällt für *Nepa* positiv aus; wird nämlich eine Glasperle dicht bei der lauernden *Nepa* in das Wasser geworfen, so zuckt das Tier regelmäßig zusammen, sobald die Perle an ihm in einer Entfernung von 3 cm oder dichter vorbeigleitet. Beim Durchgleiten der Perle durch die geöffneten Raubbeine wird jedesmal der Schnappreflex ausgelöst, der natürlich jedesmal zu spät kommt. Mitunter findet sogar noch ein Zufassen statt, wenn die nachsteigende Luftblase nahe genug vorbeikommt.

Protokoll vom 18. 2. 1938.

Es wird eine lebende Küchenschabe in das mit 5 Versuchstieren besetzte Aquarium geworfen. Durch das intensive Strampeln der Blatta entsteht Wellenbewegung, die von sämtlichen Nepiden durch Alarmstellung und Einstellen der Medianebene registriert wird. Es folgen schnelles Daraufzu-

schwimmen, dann bei Berührung mit dem stark um sich schlagenden Beutetier kräftiges Zupacken, längeres Abtasten mit dem Labium, Einbohren und Aussaugen. Bei gewaltsamer Entfernung der Blatta rudern nun sämtliche Tiere suchend im Aquarium umher, wobei sie, infolge Orientierung nach Erschütterungsreizen, gegenseitig aufeinanderzueilen, sich einfangen und zu Klumpen geballt, versuchen, einander anzustechen. Ein erneutes Hineintun der inzwischen getöteten und geöffneten Blatta (starkes Hinausdiffundieren des Leibeshöhlenextraktes) zeigt keine Wirkung auf die sich gegenseitig weiterfangenden Nepiden. Die Blatta wird jedenfalls nicht gefunden, selbst wenn die Versuchstiere mit künstlich erzeugten Erschütterungsreizen bis unmittelbar an die Beute herangelockt werden. Sie bleiben vielmehr nach Aufhören dieses Reizes dicht vor der Schabe liegen und lassen sich durch den geringsten Erschütterungsreiz sofort wieder weglocken.

Das Sammeln der Tiere auf Bewegung hin hat zweifelsohne auch einen praktischen Wert. Hat nämlich ein Individuum eine Beute gefunden und bewegt sich damit, so werden die Artgenossen gewöhnlich durch diese Bewegung angelockt, und sie gelangen auf diese Art ebenfalls an die Beute.

Bemerkt sei noch, daß nach längerem Stillstehen des Wasserspiegels bei plötzlicher Erschütterung (Wellenbewegung) die Reizschwelle der Tiere derartig überschritten wird, daß ein spontanes Auslösen des Fangreflexes erfolgt, wenngleich der Erregungsherd relativ weit weg ist. Diese spontane Zuschlagen der Raubbeine ist jedoch nur bei den wenigen ersten Wellenreizen zu bemerken und läßt bei längerer oder öfter vorgenommener Reizung wieder nach.

Aus den vorliegenden Protokollen geht bereits klar hervor, daß für *Nepa cinerea* L. Tast- und Erschütterungssinn leitend sind. Nachdem wir gesehen haben, daß die chemische Orientierung für den Beutefang der Tiere nur geringe Bedeutung besitzt, bleibt nur noch der Anteil des optischen Sinnes zu untersuchen.

2. Das Verhalten geblendeter Tiere.

Mantis religiosa L.

Beidseitig lackierte Mantiden zeigen absolut passives Verhalten. Berühren der Schreit- bezw. Fangbeine wird mit Zurückziehen beantwortet.

Dytiscus marginalis L.

Betreffs der Wirkung von Berührungsreizen auf lackierte Gelbrandkäfer gelten im wesentlichen dieselben Protokolle wie für ungeblendete. Damit ist gesagt, daß die Dytisciden auch unter Ausschaltung des optischen Sinnes auf Tast- und Erschütterungsreize positiv reagieren.

Nepa cinerea L.

Auch für *Nepa cinerea* L. haben die auf der vorigen Seite angeführten, an normalen Tieren gefundenen Ergebnisse Geltung. Ja, es scheint sogar, als ob geblendete Tiere auf Tast- und Erschütterungsreize noch feiner reagieren als normale. Dazu folgendes Protokoll.

Protokoll vom 20. 2. 1938.

In einer Entfernung von 3 cm wird neben dem lauernden Tier das Wasser durch rhythmisches Eintippen eines Glasstäbchens bewegt. Sofort, d. h. nach 2—3 Wellenstößen dreht die *Nepa* ihre Medianebene in Richtung des Zentrums, steigt an die Oberfläche und hält in höchster Alarmbereitschaft die Raubbeine darüber hinaus. Erst nach 45 sec. sinkt das Tier in seine alte Lage, 3 cm unter der Oberfläche, zurück. Erneute Wellenbewegung läßt es sofort wieder hochsteigen und auf das Erregungszentrum zueilen. Auf diese Weise werden Reize aus 10, 14, 16, 18 und 20 cm noch registriert. Doch finden bei 18 und 20 cm bereits wesentlich langsamere Reaktionen statt. Das Optimum liegt zwischen 1 und 5 cm, was, wie wir noch sehen werden, dem optischen von *Mantis* entspricht.

Die an lackierten Tieren erhaltenen Ergebnisse wurden kontrolliert und bestätigt durch Exemplare, denen in der Narkose unter dem Binokular sorgfältig die Augen exstirpiert waren. Diese Methodik ist bei *Nepa cinerea* L. insofern anwendbar, als das Ganglion opticum infolge seiner hohen und weit proximalen Lagerung bei geschicktem Vorgehen nicht verletzt zu werden braucht, und so das Gesamtverhalten nicht beeinflußt wird. Eine weitere Bestätigung brachten im abgedunkelten Zimmer vorgenommene Versuche an normalen Tieren.

Aus all dem geht hervor, daß bei *Nepa cinerea* L. taktile Reize für den Nahrungserwerb von ausschlaggebender Bedeutung sind.

3. Das Verhalten von Tieren mit teilweise oder ganz exstirpierten Raubbeinen.

Nepa cinerea L.

Um der Lokalisation des Tastsinnes, dem u. a. die Aufnahme von Erschütterungen zukommt, nachzugehen, wurden in der Narkose die Raubbeine amputiert. Sowohl bei einseitiger wie beide Raubbeine betreffender Exstirpation waren die Tiere schon nach kurzer Zeit wieder reaktionsfähig und unterschieden sich, wie die Protokolle zeigen, in ihrem Verhalten kaum von gesunden Exemplaren.

Protokoll vom 19. 2. 1938.

Die *Nepa* ist nach Wegnahme des linken Raubbeines schon nach kurzer Zeit (15 Min.) reaktionstähig und eilt auf Wellenbewegung bis aus 12 cm Entfernung zu. Kommt der Reiz von links, so wird das gesunde Raubbein mehr zur Mitte, d. h. der Reizseite zugekehrt, gehalten.

Protokoll vom 20. 2. 1938.

Nach Wegnahme des ersten Viertels, der ersten Hälfte, sowie des gesamten rechten Raubbeines sind die Tiere durchaus noch in der Lage, auf Wellenbewegung zu reagieren. Sie weisen bereits nach einer halben Stunde das bekannte zielsichere Verhalten auf, doch reagieren sie auf Wellen aus größeren Entfernungen (10 cm und darüber) nur noch schwach.

Protokoll vom 23. 2. 1938.

Auch geblendete Nepiden sind sowohl nach operativer Entfernung eines wie beider Raubbeine durchaus noch fähig, Wellenbewegungen und sonstige Erschütterungsreize zu perzipieren und daraufzuzurudern, was natürlich erheblich langsamer als vorher geht.

Es wird somit ersichtlich, daß die Lokalisation der Rezeptoren für Tast- und Erschütterungsreize nicht oder zumindestens nicht allein auf die Raubbeine beschränkt ist.

c) Optische Reizung.

1. Das Verhalten normaler Tiere.

Mantis religiosa L.

Protokoll vom 5. 11. 1937.

Der schräg von hinten auf die *Mantis* zukriechende Mehlwurm wird in 8 cm Entfernung erblickt, wobei das Tier sich regelrecht umschaut. Sobald der Mehlwurm auf 4 cm heran ist, nimmt die *Mantis* Fangstellung ein und konzentriert sich völlig auf ihre Beute, die allem Anschein nach mit den medialen Ommen fixiert wird. Es findet aus 3 cm Abstand sicheres Zuschlagen statt, dem der Freßakt folgt.

Protokoll vom 7. 11. 1937.

Dem im Versuchsfeld lauernden Tier wird in 4 cm Entfernung eine Beute vorgeworfen. Sofort hat die *Mantis* sie bemerkt und verfolgt den sich eiligst entfernenden Mehlwurm mit den Augen (Mitgehen des Kopfes), bis sie ihn in 22 cm verliert bezw. außer Acht läßt. (Verharren der Augen auf dieser Stelle, obwohl Mehlwurm bereits weiter!)

Protokoll vom 7. 11. 1937.

Einem hungrigen Versuchstier wird in 17 cm Entfernung ein Mehlwurm in das Versuchsfeld gegeben, der sofort eifrig auf die *Mantis* zukriecht.

Diese hat ihn im selben Augenblick wahrgenommen und bewegt sich, ihn ständig fixierend (Pendelbewegung), unendlich behutsam auf ihn zu. Bei 5 cm geht die Anbeterin in Fangstellung über, d. h. sie nimmt bei gleichzeitigem Aufrichten des Vorderkörpers die Raubbeine dicht an diesen heran und beobachtet voller Konzentration (nur noch sehr wenig pendelnd) die auf sie zukommende Beute, die in 2,5 cm Entfernung gepackt und unmittelbar darauf verzehrt wird.

Schon aus diesen wenigen Protokollen ersieht man, daß *Mantis religiosa* L. sich beim Beutefang rein optisch orientiert.

Dytiscus marginalis L.

Protokoll vom 15. 2. 1938.

Versuche, dicht an der Aquariumswand befindliche Dytisciden durch von außen hin und her bewegte Beutetiere zu reizen, fallen negativ aus.

Protokoll vom 15. 2. 1938.

Es wird ein dünnwandiges Becherglas so versenkt, daß sein Rand den Wasserspiegel des Versuchsaquariums überragt und mit lebenden Regenwürmern versehen. Die in der Nähe umherschwimmenden Käfer nehmen von den sich lebhaft bewegenden Würmern nicht die geringste Notiz.

Protokoll vom 17. 2. 1938.

In unmittelbarer Nähe eines ruhig im Wasser liegenden Gelbrandkäfers wird vorsichtig ein Reagenzglas so versenkt, daß die Oeffnung sich über dem Wasserspiegel befindet. Ein Köder, der an einem feinen Faden befestigt ist, wird in das Glas hinabgelassen und hin- und herbewegt. Der so gereizte Käfer läßt keinerlei Reaktion erkennen. Dies ändert sich indessen in dem Augenblick, wo taktile oder chemische Reize zugegeben werden. Sofort versucht der Käfer in hoher Erregung die Glasröhre an der betreffenden Stelle anzubeißen, ohne indessen die Beute näher zu betrachten.

Die Untersuchungen betreffs optischer Reizung von *Dytiscus marginalis* L. weisen also negative Resultate auf. (Entsprechendes wurde an *Cybister laterimarginalis* Geer beobachtet. Im übrigen siehe auch Schaller, dessen Untersuchungen hier nur zu bestätigen waren.)

Nepa cinerea L.

Wieder anders als bei den Dytisciden liegen die Verhältnisse bei *Nepa cinerea* L. Während bei den ersteren chemische Reize die weitaus größte Rolle beim Beuteerwerb spielen, und erst in zweiter Linie die taktilen kommen, stehen für die Nepiden diese bei weitem an erster Stelle und werden ergänzt von optischen und in geringem Maße vielleicht auch von chemischen.

Protokoll vom 15. 12. 1937.

Aus einer Entfernung von 2 cm wird die Aufmerksamkeit einer *Nepa* auf einen im Reagenzglas hin- und herbewegten Mehlwurm gelenkt (Das Reagenzglas steht senkrecht im Aquarium, das offene Ende über dem Wasserspiegel). Sie stellt ihre Medianebene auf das sich bewegende Objekt ein und versucht zu fangen, d. h. sie schlägt mit den Raubbeinen an der Stelle gegen das schützende Glas, wo die Beute sichtbar ist. — Gleichzeitig wird 5 cm hinter der *Nepa* das Wasser leicht bewegt, was zur Folge hat, daß das Tier, sobald die ersten Wellen es erreicht haben, sich auf deren Zentrum einstellt und, die optisch wahrgenommene Beute im Stiche lassend, auf dieses zueilt. Zahlreiche Kontrollen aus 2, 3, 4, 6 und 8 cm haben dasselbe Ergebnis, woraus hervorgeht, daß taktile Reize bei *Nepa* optische an Wirksamkeit weit übertreffen.

Protokoll vom 17. 12. 1937.

Anstelle des Reagenzglases ist ein dünnwandiges Becherglas in der Mitte des Versuchsaquariums so einmontiert, daß sein oberer Rand den Wasserspiegel überragt, und im Glase auf- und abbewegte Beute von allen Seiten gut gesehen werden kann. Die Versuchstiere reagieren aus 1—3 cm sowohl auf bewegte Mehlwürmer wie auf weiße bezw. schwarze Stoff- oder Holzstückchen von entsprechender Größe. Aus 4 oder 5 cm Entfernung findet eine Reaktion nur noch selten statt. Ausschlaggebend ist auch hier stets die Bewegung, denn ruhende Objekte werden überhaupt nicht beachtet.

Protokoll vom 17. 12. 1937.

Optische Reizungen außerhalb der Beckenwand haben im allgemeinen wenig Erfolg und wenn, dann nur auf sehr geringe Entfernungen (1—2 cm). Auch findet bei gleichzeitiger taktiler Reizung ein sofortiges Abschwenken statt.

Die vorangegangenen Protokolle besagen also, daß *Nepa cineria* L. auf sehr nahe Objekte optisch reagiert, optische Reize indessen beim Auftauchen von taktilen sofort von diesen überlagert werden.

2. Das Verhalten geblendeter Tiere.

Mantis religiosa L.

Beidäugig lackierte Mantiden zeigen optischen Eindrücken gegenüber restlos negatives Verhalten, was auch für Tiere mit ungeblendeten Ocellen gilt. Daraus läßt sich folgern, daß die Ocellen der Mantiden für den Beutefang und allem Anschein nach für jeglichen Sehvorgang bedeutungslos sind. Entsprechendes kommt auch in neueren Untersuchungen (Bozler) über die Funktion der Stirnaugen zum Ausdruck. So benimmt sich z. B. *Drosophila* nach Ausschaltung der Facettenaugen wie blind. Bozler hält die

Ocellen lediglich für eine Regulationsvorrichtung für Schwankungen der Lichtintensität. Inwieweit diese Ansicht zu Recht besteht, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Soviel aber dürfte feststehen, daß visuell jagende Raubinsekten, deren Facettenaugen ausgeschaltet werden, nicht mehr in der Lage sind, Beute zu machen.

Lackierte Dytisciden und Nepiden verhalten sich den Voraussetzungen gemäß negativ.

III. Versuche an einem sich rein optisch orientierenden Raubinsekt (*Mantis religiosa* L.).

a) Versuche zur Feststellung der Funktion einzelner Augenteile.

Um einen Ueberblick über die Funktionen der im theoretischen Teil bereits besprochenen Augenteile zu erhalten, sollen im folgenden Versuche mit Tieren, deren Facettenaugen partiell lackiert wurden, ausgeführt werden. So zeigen Tiere mit dorsal bedeckten Augenteilen das aus den unten stehenden Protokollen hervorgehende Verhalten.

Abb. 9. Dorsaler Augenteil lackiert bis ungefähr zur Horizontalsehlinie 60 Ocellen unbedeckt.

Protokoll vom 14. 10. 1937.

Versuch 1.

Mantis fängt aus 3 cm einen auf sie zukriechenden Mehlwurm sicher, nachdem sie ihn in 7 cm Entfernung bemerkt und ständig fixiert hat.

Versuch 3.

Aus 21 cm Entfernung wird ein Mehlwurm bemerkt und sein Näherkommen mit den Augen verfolgt (Leichtes Pendeln). Bei 5 cm konzentriert sich die *Mantis* intensiv, geht in Fangstellung über und schlägt wohl etwas verfrüht aus 4 cm zu, greift fehl. Ein sofort erfolgender zweiter Zugriff gelingt.

Versuch 9.

Ein seitlich vorbeikriechender Mehlwurm wird in 6 cm Entfernung erblickt (Umschauen). Es erfolgen Einstellen der Medianebene zur Beute und langsames Beschleichen. Bei 2,5 cm wird diese glatt ergriffen.

Protokoll vom 17. 10. 1937.

Versuch 6.

Das hungrige Versuchstier beschleicht einen in 6 cm vorbeikriechenden Mehlwurm, wobei es ihn ständig fixiert. Aus 2 cm wird er sicher gefangen.

Versuch 13.

Die in einer Entfernung von 8 cm vorbeikriechende Beute wird sofort bemerkt und mit den Augen bis 27 cm verfolgt (Geringes Pendeln). Beim zufälligen Zurückkriechen des Mehlwurms schleicht die *Mantis* sehr behutsam einige Schritte auf ihn zu und fängt ihn aus knapp 3 cm.

Versuch 15.

Ein der lauernden Anbeterin vorgeworfener Mehlwurm bleibt in 3 cm Nähe ruhig liegen und wird von dem Versuchstier nach kurzem Aufblicken nicht weiter beachtet. Nach einigen Sekunden versucht er indessen fortzukriechen, worauf die *Mantis* mit geneigtem Kopf ihn sofort scharf fixiert und einfängt.

Wie aus diesen kurzen Protokollauszügen ersichtlich wird, hat die Bedeckung der dorsalen Augenpartien so gut wie keine Wirkung. Dies ist insofern erklärlich, als der spezialisierte Augenteil mehr ventral liegt und weiter, sämtliche Beutetiere nicht von dorsal auf die *Mantis* zukommen.

Vollkommen anders verhalten sich indessen Tiere, deren Augen beidseitig ventral lackiert sind.

Abb. 10. Ventraler Teil der Facettenaugen bis ungefähr zur Sehlinie 60 lackiert, Ocellen unbedeckt.

Protokoll vom 10. 11. 1937.

Versuch 3.

In 5 cm Entfernung wird ein Mehlwurm losgelassen, der sich bis auf 3 cm nähert. Es erfolgt keinerlei Reaktion.

Versuch 9.

Ein unmittelbar am Tier vorbeikriechender Mehlwurm wird bemerkt und behelfsmäßig mit stark gesenktem Kopfe zu fixieren versucht, ohne daß ein Zuschlagen stattfindet.

Versuch 15.

Die Anbeterin bemüht sich, einen in 5 cm an der Kastenwand hochkriechenden Mehlkäfer zu fixieren und nähert sich mit stark gesenktem Kopf bis auf 2 cm. Schlägt wiederholt fehl.

Versuch 16.

Kriechender Mehlwurm wird aus 12 cm bemerkt. Er nähert sich bis auf 1 cm. *Mantis* versucht, unter starken Fixierbewegungen ihn zu ergreifen. Es gelingt ihr nicht.

Protokoll vom 13. 11. 1937.

Versuch 4.

Mehlkäfer läuft direkt auf lauernde *Mantis* zu. Diese bemerkt ihn zwar aus 7 cm, verliert den schnell laufenden Käfer indessen bei 4 cm aus dem Blickfeld und läßt ihn unbehelligt unter sich hindurchkriechen.

Versuch 6.

Mehlwürmer aus 3, 4, 5 und 6 cm werden zwar bemerkt, jedoch nicht eingefangen. Teilweise Fixierversuche mit stark gesenktem Kopf.

Bei insgesamt 50 Versuchen mit entsprechenden Ergebnissen kann von keiner gelungenen Fangaktion berichtet werden.

Eine Teillackierung des Mantisauges in vertikaler Richtung, und zwar der inneren, frontalen Teile, bringt folgende Ergebnisse.

Abb. 11. Innere frontale Regionen etwa bis zur Vertikalsehlinie 35 lackiert. Ocellen ungeblendet.

Protokoll vom 25. 11. 1937.

Versuch 2.

Aus 6 cm Abstand auf die *Mantis* zukriechender Mehlwurm wird sofort erblickt, jedoch bei 2 cm verloren. Die von ihm zuletzt berührte Stelle wird von der *Mantis* im Auge behalten. Der Mehlwurm kriecht unter den Fangbeinen hindurch und weiter.

Versuch 7.

Mehlwurm wird in 13 cm erblickt, bis 4 cm mit den Augen verfolgt und dann verloren.

Versuch 8.

In 10 cm Entfernung wird der kriechende Mehlwurm bemerkt, fixiert, bei 3 cm eine unsichere Fangbewegung gemacht und dann verloren.

Versuch 12.

Mehlwurm aus 9 cm erblickt, fixiert (z. T. monokulare Fixierversuche, Nähern des Auges auf 1 cm) und dann verloren. Verharren des Mantisauges auf der zuletzt fixierten Stelle.

Gegen 30 weitere Versuche weisen entsprechende Protokolle auf (darunter auch solche von Versuchstieren mit geblendeten Ocellen). In keinem Falle konnte ein Einfangen der Beute beobachtet werden. Es ergibt sich also folgende Zusammenfassung: Tiere, denen die inneren, frontalen Ommen bis ungefähr zur Sehlinie 35 lackiert sind, reagieren und bemerken wie üblich, verlieren jedoch regelmäßig die herannahende Beute in der Nähe und zwar trotz angestrengtesten, teils binokularen, teils monokularen Fixierens. (Kopfdrehung!) Dieses Nichterkennen des richtigen Zeitpunktes des Zuschlagens deutet auf eine Störung des Binokularsehens in der Nähe und somit auf Ausfall der Entfernungslokalisation hin. Versuche an einäugig ganz geblendeten Tieren lassen dieses Verhalten noch klarer erkennen.

Eine Blendung der lateralen Augenteile in vertikaler Richtung hat, wie anzunehmen war, wieder recht andere Ergebnisse zur Folge.

Abb. 12. Laterale Augenpartien bis ungefähr zur Sehlinie 35 vertikaler Richtung lackiert. Ocellen frei.

Protokoll vom 28. 11. 1937.

Versuch 1.

Aus 13 cm wird ein Mehlwurm in Richtung auf die lauernde *Mantis* losgelassen. Diese scheint ihn nicht zu bemerken, zumal er schräg von der Seite herankommt. Bei 5 cm wird er indessen wahrgenommen, fixiert und aus knapp 3 cm eingefangen.

Versuch 6.

Ein dem lauernden Versuchstier vorgeworfener Mehlwurm wird, da er sich unter lebhaften Bewegungen bemüht wegzukommen, mit den mittleren Augenpartien fixiert (typische Kopfhaltung!) und aus 2 cm Abstand gefangen.

Versuch 7.

Sehr schnell laufender Mehlkäfer wird in 10 cm erblickt. *Mantis* versucht, ihn zu beschleichen. Schlägt zu kurz. Käfer entkommt.

Versuch 18.

Ein aus 30 cm losgelassener Mehlwurm wird, obwohl er in Richtung auf die Anbeterin zukriecht, erst bei 6 cm wahrgenommen. Es folgen Einnehmen der Fangstellung (bei 4 cm) und erfolgreiches Zuschlagen bei 3 cm.

Versuch 20.

Seitlich vorbeikriechender Mehlwurm wird zuerst nicht bemerkt; als er indessen bei 8 cm in das frontale Sehfeld kommt, wird er wahrgenommen und bis 15 cm mit Blicken verfolgt.

Versuch 22.

Direkt auf die *Mantis* zukriechender Mehlwurm wird allem Anschein nach schon bei 12 cm bemerkt, bei 5 cm lebhaft fixiert und bei 2,5 cm gefangen.

Sämtliche Protokolle bringen zum Ausdruck, daß lateral lackierte Mantiden noch durchaus in der Lage sind, Beute zu fixieren und einzufangen, doch scheint das Bemerken dieser gewöhnlich erst etwas später einzusetzen.

b) Versuche zur Beurteilung des Binokularsehens.

Es folgen nun die Protokolle einäugig partiell und ganz lackierter Tiere, die zur Beurteilung des Binokularsehens z. T. recht interessante Ergebnisse aufweisen.

Abb. 13. Rechtes Auge partiell bis ungefähr zur Sehlinie 35 lackiert. Ocellen frei.

Protokoll vom 29. 11. 1937.

Versuch 1.

Mehlwurm aus 15 cm losgelassen. Wird sofort erblickt, da er von links kommend auf die *Mantis* zukriecht. Bei 5 cm erhöhte Aufmerksamkeit, die sich ständig steigert. Bei 3 und 2 cm krampfhafte Fixierversuche. Schließlich Neigen des Körpers nach links, starkes Nähern des gesunden, linken Auges (bis auf etwa 0,5 cm), ohne daß Zuschlagen erfolgt. Mehlwurm kriecht unter *Mantis* hindurch und verschwindet.

Versuch 2.

Beute wieder aus 15 cm in Richtung auf *Mantis* losgelassen. Wird bei 10 cm bemerkt. *Mantis* nähert sich schleichend und bemüht sich, binokular, und da dies vergeblich, monokular zu fixieren. Dabei wird das gesunde Auge wieder bis auf Bruchteile von einem Zentimeter dem Objekt genähert. Zuschlagreflex wird nicht ausgelöst. Beute entweicht.

Versuch 5.

Unmittelbar vor das Tier geworfene Beute wird, als diese sich bewegt, lange monokular fixiert. Es kommt zur Auslösung des Fangreflexes. Erfolg negativ.

Protokoll vom 30. 11. 1937.

Versuch 3.

Es gelingt dem Versuchstier nach angestrengtesten teils binokularen, teils monokularen Fixierversuchen, die Beute zu ergreifen. Es gingen indessen zwei Fehlschläge voraus.

Versuch 10.

Mantis schaut links vorbeikriechendem Mehlwurm nach, verliert ihn findet wieder und verfolgt ihn bis 16 cm. Bei Annäherung eines zweiten Mehlwurms richtet sich die Aufmerksamkeit sofort auf diesen. Es erfolgen wieder binokulare und monokulare Fixierbewegungen, aber kein Zuschlagen.

Wie die Versuche lehren, vermögen einseitig frontal lackierte Tiere, ihre Beute nicht mehr binokular normal zu fixieren. Dies kommt einer Störung der Entfernungslokalisation gleich, die in den wiederholten Fehlschlägen ihren Ausdruck findet. Es tritt ein, wenn auch mangelhafter, Ersatz in Form von monokularen Fixierversuchen ein, bei denen das gesunde Auge dem Beutetier stark genähert wird.

Die oben beschriebenen Versuchsergebnisse werden wirkungsvoll ergänzt und bestätigt durch die Protokolle einseitig ganz geblendeter Tiere.

Abb. 14.
Versuchstiere rechts ganzäugig lackiert. Ocellen teils frei, teils lackiert.

Protokoll vom 12. 11. 1937.

Versuch 3.

Mehlwurm wird aus 10 cm erkannt. *Mantis* schleicht auf ihn zu, geht bei 3 cm in Fangstellung, schlägt zu, aber daneben. Dabei ständige Bemühungen, mit dem linken, gesunden Auge die Beute zu fixieren. Drehung des Kopfes. Nähern bis auf 1—0,5 cm.

Versuch 9.

Mantis nähert sich mit gedrehtem Kopfe (das linke Auge zeigt schräg nach unten, der Thorax ist nach links seitlich abgebogen) einem in 4 cm Abstand vorüberkriechenden Mehlwurm und schlägt aus 2 cm zu, doch daneben.

Versuch 10.

Aus einer Entfernung von 1,5 cm wird nach längerem, angestrengtem, monokularem Fixieren mit gedrehtem Kopf (linkes Auge dem Objekt stark genähert) zugegriffen und gefangen.

Versuch 12.

Versuchstier bemerkt aus 18 cm, verliert, findet wieder bei 12 cm, verfolgt mit stark seitlichen Fixierbewegungen und schlägt aus 3 cm zu, aber daneben.

Versuch 15.

Mantis schlägt bereits aus 5 cm Entfernung zu, d. h. bedeutend verfrüht. Erfolg negativ.

Versuch 16.

Aus 1 cm Abstand, nach Daraufzukriechen und längerem monokularem Fixieren (seitliches Abbiegen des Thorax) wird die Beute nach mehreren Fehlschlägen zufällig eingefangen.

Dieser kurze Protokollauszug gibt bereits ein typisches Bild vom Sehen monokular geblendeter Tiere. (Siehe auch Abb. 15—17.)

Abb. 15. Monokular fixierende *Mantis religiosa* L. von vorn gesehen.

Abb. 16. *Mantis religiosa* L. fixiert mit seitlich geneigtem Kopf und Prothorax (monokular) vorbeikriechenden Mehlwurm ohne zuzuschlagen.

Abb. 17. Die nach mehreren Fehlschlägen glücklich eingefangene Beute wird verzehrt.

Die Versuche wurden an den verschiedensten Individuen von *Mantis religiosa* L. und unter anderem auch probeweise mit *Tenodera superstitiosa* F. durchgeführt. Sie ergaben, wie der

folgende, aus zusammengefaßten Protokollen von *Tenodera superstitiosa* F. bestehende Bericht zeigt, keine Abweichungen. Eine besondere Bestätigung erhalten sämtliche Versuche indessen dadurch, daß häufig Tiere verwendet wurden, die vorher unter anderen Lackierungsverhältnissen mit entsprechend anderen Ergebnissen gearbeitet hatten. Nach mühelosem Entfernen der ersten Lackkappen konnten diese Tiere dann, nachdem sie nochmal im Kontrollversuch überprüft worden waren, erneut lackiert werden und die durch erstmalig lackierte Tiere gewonnenen Ergebnisse bestätigen.

Zweiundzwanzig Versuche an *Tenodera superstitiosa* F. zeigen, daß das einseitige lackierte Tier fast regelmäßig den richtigen Zeitpunkt des Zuschlagens versäumt, d. h. dieses ganz unterläßt oder zu früh zupackt (2 mal), wobei es oft den zufällig waagerecht zu liegen gekommenen Tarsus zu fressen versucht. Im übrigen gehen die Versuchstiere wie *Mantis religiosa* L. mit dem gesunden Auge bis auf 1, 0,5 oder gar 0,3 cm an den kriechenden Mehlwurm heran und bemühen sich sehr, diesen monokular zu fixieren, was ihnen anscheinend nur schlecht gelingt (nur in 3 Fällen wurde die Beute gefangen). Gewöhnlich läßt auch *Tenodera superstitiosa* F. den Mehlwurm unberührt unter sich durchkriechen und behält noch lange die entsprechende, auf die Nähe gerichtete Augenstellung bei.

c) Besprechung der Versuchsergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Entfernungslokalisation.

Ueberblickt man die in den Versuchsprotokollen zum Ausdruck kommenden Reaktionen, so kann man als Hauptergebnis aussagen: Die Entfernungslokalisation beid- und einseitig frontal bzw. einäugig ganz geblendeter Mantiden ist gestört. Daraus geht hervor, daß die Entfernungslokalisation normaler Tiere binokular sein muß.

Da die einzelnen Faktoren, die diese beim Wirbeltier bewirken, nämlich stereoskopisches Sehen und Querdisparation in Uebertragung auf die Insekten bereits von Baldus und Friedrichs ausführlich behandelt und abgelehnt worden sind, erübrigt es sich, hier noch einmal daraufeinzugehen. Vielmehr lohnt es sich, auf einen einfacheren, schon von Baldus erwähnten, im folgenden näher beschriebenen Faktor einzugehen.

Es ist bekannt, daß jeder Punkt des binokularen Sehfeldes seiner Entfernung nach bestimmt ist durch einen diesbezüglichen Schnittpunkt symmetrischer Ommatidien. Nähert sich nun eine Beute auf der Medianebene der lauernden *Mantis*, so findet mit abnehmender Entfernung der Beute von dem Raubinsekt eine ständige Reizung von neuen, zur Medianebene symmetrisch liegenden Ommen statt. Da nun diese Reizung zu gleicher Zeit und allem Anschein nach auch gleich stark geschieht, liegt es sehr nahe, anzunehmen, daß die Schnittpunkte dieser auf der Medianebene liegenden, symmetrischen Sehlinien eine Tiefenwahrnehmung bewirken. Hat z. B. ein normales Tier einen seitlich vorbeikriechenden Mehlwurm bemerkt, so stellt es entweder seine Medianebene ein oder verfolgt diesen mit zugewendetem Kopf. In jedem Falle wandert das Objekt vom lateralen zum frontalen oder medial-frontalen Gesichtsfeld und gelangt so stets in den Bereich der symmetrischen Sehlinien.

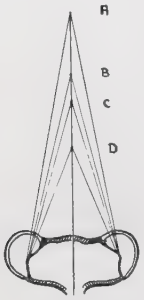


Abb. 18.
Binokulares Sehfeld und Entfernungslokalisation bei *Mantis religiosa* L.

Befindet sich ein auf die *Mantis* zukriechender Mehlwurm im Schnittpunkte A der Abb. 17, so ist es klar, daß die lauernde Gottesanbeterin noch keinerlei Fangversuche unternimmt. Erst, wenn der Mehlwurm, nachdem er die Punkte B und C passiert und sich der *Mantis* anf 2—3 cm genähert hat, wird die Reizschwelle überschritten, und der Fangreflex kommt zur Auslösung. Ist indessen, wie schon gesagt, das Binokularsehfeld durch Lackierung eines Gesamtauges oder einer Frontalzone gestört, kommt es im allgemeinen nicht oder nur dann zur Auslösung des Fangvorgangs, wenn ein monokulares Fixieren ersetzend eingegriffen hat. Gewöhnlich jedoch wird das Beutetier trotz angestrengtester Fixierversuche unberührt vorbeigelassen. Tritt ein monokulares Fixieren ein, so handelt es sich bei den ausgelösten Reaktionen in überwiegender Zahl um Fehlschläge.

Daraus ergibt sich, daß die bei den Mantiden vorhandene Entfernungslokalisation durch die Schnittpunkte der Sehlinien symmetrischer Ommatidien der medial-frontalen Augenpartien bewirkt werden muß. Fangreaktionen werden also nur ausgelöst, wenn nahe Schnittpunkte symmetrischer

Sehlinien durch das Beutetier berührt werden. Sie liegen zwischen 2 und 4 cm, also im optimalen Bereich der Raubbeine. (Der Durchschnittswert gemessener Raubbeine von 36 *Mantis religiosa* L. liegt bei 4,5 cm.)

Dieses Ergebnis stimmt gut überein mit denen von Baldus und Friedrichs für die Entfernungslokalisation der Aeschnalarven bezw. der Cicindelen und bildet einen weiteren Baustein zum Sehen der Insekten.

Wie die Cicindelen können auch medial-frontal geblendete Mantiden durchaus die Medianebene einstellen. Man nimmt an, daß die lateralen auf unendlich, die medial-frontalen Ommen dagegen auf die Schnittpunkte ihrer Sehlinien mit der Medianebene eingestellt sind. Es handelt sich also um ein in verschieden akkomodierte Bezirke zerfallendes Facettenauge. Nimmt nun ein solches Auge mit seinen lateralen Teilen eine Beute wahr, so dreht das Tier den Kopf bezw. den gesamten Körper so weit, daß diese in den medial-frontalen Sehbezirk mit seinen endlich eingestellten Ommatidien zu liegen kommt, womit praktisch eine Einstellung der Medianebene erreicht ist. Von hier aus bis zur monokularen Entfernungslokalisation ist es nur noch ein Schritt. Denn tatsächlich nähert sich die monokular geblendete *Mantis* der Beute mit den medial-frontalen Partien des gesunden Auges. (Siehe Photos!) Wie aus den Protokollen bekannt, ist das einseitig lackierte Tier noch in der Lage, dann und wann Beute zu fangen. Mithin muß es auch monokular fixieren können, d. h. es muß eine monokulare Entfernungslokalisation vorhanden sein. Daß diese indessen nicht sehr sicher ist, und somit keinen vollwertigen Ersatz für die binokulare stellt, beweisen die zahlreichen Fehlschläge und sonstigen Fangunsicherheiten.

Weiter ergeben Protokolle und Aufnahmen, daß das monokular lackierte Tier eine starke Näherung des gesunden Auges zum Objekt hin vollzieht. Auch dieses Moment spricht für die Annahme eines deutlicheren Sehens in der Nähe und scheint für das monokulare Fixieren typisch zu sein, denn es liegt auf der Hand, daß ein Objekt, je mehr es sich dem Auge nähert, um so deutlicher wahrgenommen wird, kann es doch so in eine weit größere Anzahl von Elementarsehfeldern zerlegt werden. Ueberhaupt scheint auch für Mantiden entsprechend den Baldus'schen Libellenlarven eine 5 cm-Zone zu bestehen, in der sie die weitaus lebhaftesten Reaktionen zeigen oder diese überhaupt erst innerhalb

der Nahzone beginnen. Weiter fällt auf, daß sowohl normale wie lackierte Mantiden nur auf Beutetiere oder sonstige Objekte reagieren, wenn diese sich in Bewegung befinden. Lediglich sie werden — soweit sie klein genug sind — verfolgt und eingefangen. Im übrigen läßt sich also auch für *Mantis* formulieren, daß die Deutlichkeit eines herannahenden Gegenstandes kontinuierlich zunimmt; besonders stark in der 5 cm-Zone. Sie erreicht dann, wie schon erwähnt, solchen Grad, daß bei 2 bezw. 3 cm die Reizschwelle überschritten, und der Fangreflex ausgelöst wird.

Daß das Interesse der *Mantis*, das Fixieren und letzten Endes auch der Fangakt von der Beweglichkeit der Beute, dem Grade des Hungergefühls der Anbeterin und anderen ähnlichen Momenten abhängen, betont auch Roeder in seinen Ausführungen über Tonus und Aktivität bei *Mantis religiosa* L. Aus diesen unterschiedlichen Reaktionen (Nachlassen der Reaktionsfähigkeit bei sich wiederholenden Reizen, verschieden starke Intensität des Verfolgens je nach der Schnelligkeit der Beute) läßt sich auf ein Unterscheidungsvermögen von *Mantis religiosa* L. schließen, das nach Roeder bei Durchtrennung des Hirns zum Wegfall gebracht werden kann, wodurch die wahrscheinlich wechselseitig hemmende Wirkung des Cerebralgangslions aufgehoben wird. Roeder selbst schreibt dazu:

„A normal *mantis* will respond to movements in the visual field by corresponding movements of the head. The response is rapidly extinguished if the stimulus is repeated, though it will persist or increase if the moving object is an insect suitable for food, or the *mantis* is very hungry. In other words the visual response shows variations in degree and the *mantis* is capable of visual discrimination. If the brain is divided the power of discrimination will disappear, and the *mantis* will respond repeatedly to any movements in the visual field. Extinction of the visual response on repeated stimulation in the normal insect could be interpreted as resulting from an increase in mutual inhibition of the cerebral ganglion."

E. Vergleich der Sehverhältnisse sämtlicher untersuchter Typen.

Betrachtet man abschließend noch einmal die Augen von *Mantis religiosa* L. und vergleicht sie z. B. mit denen reiner Pflanzenfresser, wie den verwandten Phasmiden, so fällt neben der weit größeren Gestalt der Räuberaugen die diesen eigene

Spezialisierung und damit verbundene innere Ungleichmäßigkeit im Bau auf. Weiter wissen wir aus den anatomisch-morphologischen Untersuchungen, daß das *Mantis*auge eine hervorragende Mittelzone besitzt, die sich hauptsächlich über frontale und ventrale Bezirke erstreckt. Diese Zone, die zu Recht als Zone schärfsten Sehens oder *Fovea centralis* bezeichnet wird, weist die größten Facetten, die längsten Ommen und die geringsten Oeffnungswinkel auf. Sie bildet teilweise mit der des anderen Auges das zum Fixieren der Beute erforderliche binokulare Sehfeld, d. h. es steht auch bei den Insekten die Fixierreaktion wie bei den Wirbeltieren mit der Stelle schärfstens Sehens (*Fovea centralis* d. W.) in Verbindung. Durch allmähliches Kleinerwerden der Facetten ordnet sie sich indessen relativ unauffällig in das Gesamtauge ein. Aus den Versuchen an partiell und ganzäugig lackierten Tieren wissen wir, daß die Entfernungslokalisation nicht wie beim Wirbeltier auf stereoskopisches Sehen und Querdisparation zurückführbar ist, sondern mit Hilfe von Schnittpunkten symmetrischer Sehlinien der medialfrontalen Augenpartien vor sich geht. — Das Gesamtsehfeld von *Mantis religiosa* L. mißt in horizontaler Richtung 231°, in vertikaler 245°, im Gegensatz zu der weit kleineren *Eremiaphila moreti* Bol. mit entsprechenden Werten von 252° und 273°. Eine Erklärung dafür liegt wohl darin, daß *Eremiaphila moreti* Bol. als ausgesprochene Wüstenform ein weit umfangreicheres Sehfeld benötigt als die im Gebüsch sitzende *Mantis religiosa* L. Auch die Spezialisierung des *Eremiaphila*auges zeigt gegenüber den anderen, ziemlich einheitlich gebauten Mantidenaugen Unterschiede auf. So besitzt das Auge der Wüstenform nach thorakal zu noch einmal eine Zone schärfsten Sehens, die allerdings geringer als die frontale entwickelt ist. Daß sämtliche *Mantis*augen als stark analysierende Organe dem Appositionstyp angehören, reichlich Pigment und in den meisten Fällen zur intensiveren Ausnutzung des Lichtes auch ein Tapetum aufweisen, soll nur der Vollständigkeit halber hier nochmal erwähnt werden.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß die Mantiden als ausgesprochene Räuber diese Art der Lebensweise deutlich im Bau der Augen und deren Funktion zum Ausdruck bringen.

Noch extremer kommt dies bei den Odonaten zur Geltung. Vergleichen wir einmal das *Aeschna-* bezw. *Sympetrum*auge mit dem von *Calopteryx splendens* Harr., so fallen neben einigen gemeinsamen Merkmalen, wie Binokularsehfeld, Größerwerden der

Facetten von thorakal nach frontal, engen Frontalwinkeln u. a. doch folgende Unterschiede auf. Während z. B. das *Calopteryx*auge dem oben besprochenen *Mantis*auge entspricht, also eine große, zentrale, hier sogar relativ scharf abgesetzte Zone schärfsten Sehens besitzt, die dorsal und ventral von kugeligen, stärker gekrümmten Kappen begrenzt wird, ist das *Sympetrum*auge dadurch ausgezeichnet, daß es in zwei scharf voneinander getrennte Einzelaugen zerfällt, die gemäß ihrem verschiedenen Bau verschiedene Funktionen zeigen. So weiß man von dem großfacettigen, langommigen und schwachpigmentierten Dorsalteil, dem Stirnauge, daß es infolge seiner schwachen Pigmentierung wohl hauptsächlich die Bildung von Zerstreuungskreisen begünstigt und so nur dem Helldunkelsehen von Bewegungen dienlich ist, während dem Seitenauge mit seiner starken Pigmentierung eine Auflösung von scharf konturierten Feldern in Formen und womöglich Farben zukommt. Sowohl dieses wie auch das Calopteryxauge wird indessen verständlich, wenn man sich die Biologie der Tiere vergegenwärtigt. Während nämlich die Calopterygiden ungeschickt fliegend in der Hauptsache sitzender und leicht zu erhaschender Beute nachstellen, die mit Hilfe der großwinkeligen Randzone bemerkt und der Zentralzone fixiert wird, jagen die Aeschniden und Libelluiden gewöhnlich in sausendem Flug am Himmel umher, ständig bemüht, mit den hellpigmentierten Scheitelaugen die gegen den Himmel dunkel erscheinenden Beutetiere (Dipteren) zu bemerken und einzufangen.

Also auch aus dem Odonatenauge tritt uns der Räubercharakter entgegen, läßt allerdings eine Spezialisierung erkennen, die der Lebensweise der Tiere weitgehend angepaßt ist. Dies kommt auch in der Anzahl der Facetten zum Ausdruck, denn während das Einzelauge von *Calopteryx splendens* Harr. mit 7770 Facetten mehr in die Nähe von *Mantis religiosa* L. (8550 Facetten) gehört, stellt *Aeschna cyanea* Müll. mit 17690 Facetten diese Formen weit in den Schatten und läßt auf eine hohe Lichtstärke schließen.

Eine klare Parallele zum *Mantis*- und *Calopteryx*auge bildet das Auge von *Laphria gibbosa* L. Seine Spezialisierung äußert sich ebenfalls in dem Vorhandensein einer großen und markanten Stelle schärfsten Sehens, die von Gebieten kleinfacettiger, kurzer Ommatidien mit großen Einschlußwinkeln begrenzt wird. Sie ist bereits makroskopisch erkennbar, und mit der Lupe läßt sich fest-

stellen, daß ihre Ommenreihen nicht kontinuierlich in die der Nachbarzonen übergehen, sondern eine Abknickung erfahren. Daß auch bei der Mordfliege diese Zone dem binokularen Fixieren und der Entfernungslokalisation und die randständigen Augenteile mehr dem Bemerken dienen, soll nur wiederholend angedeutet werden. Die Facettenanzahl des Auges von *Laphria gibbosa* L. beträgt 10540.

Es wird somit zum Ausdruck gebracht, daß auch *Laphria* und die Asiliden ein typisches Räuberauge besitzen. — Eine weitere Parallele zu den Mantiden findet sich bei den Dipteren noch insofern, als die Fliege *Ochthera mantis* analog den Gottesanbeterinnen das erste Beinpaar zu Raubbeinen entwickelt hat.

Nicht so einfach liegen die Verhältnisse bei den Coleopteren. Hier sind es lediglich die Cicindelen, die eine Zone schärfsten Sehens und ein binokulares Sehfeld besitzen, während das große Heer der übrigen Carabiden einschließlich der verwandten Dytisciden, obwohl mit wenigen Ausnahmen Räuber, diese Spezialisierung des Facettenauges nicht erkennen lassen. Biologische Beobachtungen und physiologische Versuche zeigen indessen, daß sowohl Carabiden wie Dytisciden gar keine Augentiere sind, zumindestens nicht nach den Augen jagen. Hauptsächlich sind es chemische Sinnesorgane oder der Tastsinn, die bei den verschiedenen Arten verschieden starke Bedeutung für den Beutefang besitzen. Daß dabei bunte Tagtiere, wie *Calosoma sycophanta* L. noch wieder anders gebaute Augen aufweisen als die dunklen, plumpen Nachttiere, wie *Carabus coriaceus* L., beweisen die vorliegenden Untersuchungen. Fängt man bei den Cicindelen an, so läßt sich eine Reihe aufstellen, die über *Calosoma sycophanta* L., *Carabus coriaceus* L. zu den Dytisciden führt und eine ständige morphologische und physiologische Abänderung vom reinen Appositionsauge bis zum Superpositionstyp erkennen läßt. Hat z. B. *Cicindela silvatica* L. noch große kugelige Augen, ein horizontales Gesamtsehfeld von 189°, eine Zone schärfsten Sehens und ein binokulares Sehfeld, also sämtliche Charakteristika eines von optischen Eindrücken geleiteten Jägers, so beträgt das Gesamtsehfeld von *Calosoma sycophanta* L. nur noch 134°, die Anzahl der Facetten 3620, eine Zone schärfsten Sehens liegt nicht mehr vor, und das Binokularsehfeld entsteht in einer solchen Entfernung, daß es praktisch seine Bedeutung verliert. Trotzdem gehört das *Calosoma*auge noch durchaus dem Appositionstyp an und mag vielleicht auch noch eine, wenn auch untergeordnete Rolle beim Beutefang spielen. Wieder etwas

anders ist das Facettenauge von *Carabus coriaceus* L. Sein Gesamtsehfeld beträgt nur noch 123°, eine Zone schärfsten Sehens und ein binokulares Sehfeld sind nicht vorhanden. Dafür setzt aber insofern etwas Neues ein, als sich hier bereits der erste Anklang an das Superpositionsauge vorfindet, die Rhabdome also nicht bis an die Kristallkegelspitzen heranreichen, sondern bereits auf halber Höhe der Retinazellen enden. Die Dytisciden schließlich, durch *Cybister laterimarginalis* L. und *Dytiscus marginalis* L. vertreten, besitzen vollkommen abgeflachte Augen (Horizontalgesamtsehfeld von *Cybister laterimarginalis* L. 102°, *Dytiscus marginalis* 108°) keine Zone schärfsten Sehens und kein binokulares Sehfeld, dafür aber ein bereits recht stattlich entwickeltes Superpositionsauge, das indessen, wie die Versuche zeigen, am Beutefang unbeteiligt ist und lediglich bei nächtlichen Flügen als Orientierungsorgan in Funktion zu treten scheint.

Es läßt sich also zusammenfassen. Das Cicindelenauge als Sinnesorgan eines optisch geleiteten Räubers unterscheidet sich wesentlich von dem Auge der nicht optisch raubenden Carabinen und Dytisciden. Es finden sich Uebergänge vor.

Auch bei den Sphegiden lassen sich derartige die Ausbildung eines Sinnesorgans in Beziehung zur Lebensweise und Umwelt aufzeigende Reihen aufstellen. Denn während das Auge der Honigbiene noch fast bilateralsymmetrisch ist und sich relativ schmal von dorsal nach ventral herunterzieht, findet man bei den Sphegiden schon den Hang zur Verbreiterung in verschieden starker Form vor. So wirkt das Auge von *Philantus triangulum* L. noch verhältnismäßig schmal, doch haben wir eine erhebliche Verbreiterung auf Kosten der frontalen Bezirke bereits bei *Cerceris rybensis* L., *Mellinus arvensis* L. und *Psammophila hirsuta* Scop. (Zone schärfsten Sehens und Binokularsehfeld vorhanden!), die bei *Bembex rostrata* L. und den *Crabro*-Arten ihre Krönung erfährt. Besonders *Bembex rostrata* L. besitzt ein ausgesprochenes Räuberauge, das sich in Nichts von dem eines echten Raubinsekts unterscheidet. Es gehört dem Appositionstyp an, zeigt ein verhältnismäßig großes Sehfeld, 10700 Facetten, eine ausgeprägte Zone schärfsten Sehens und ein binokulares Sehfeld. Da sich die vergleichsweise untersuchten Arten *Psammophila hirsuta* Scop. und *Mellinus arvensis* L. entsprechend verhalten, und die von Portillo geschnittene *Cerceris rybensis* L. dies bestätigt, kann man also auch von den Sphegiden aussagen, daß ihr Auge in mehr

oder minder ausgesprägter Form für den Beutefang prädestiniert ist, also einem echten Räuberauge gleichkommt, ganz im Gegensatz zu den Augen der nahe verwandten Honigbiene *Apis mellifica* L.

Eine Reihenbildung läßt sich auch bei den untersuchten Hemipteren und besonders den wasserbewohnenden feststellen. Geht man dabei von den gutsehenden Formen aus, so steht *Notonecta glauca* L. weit an der Spitze. Es folgen in Abständen *Ranatra linearis* L., *Naucoris cimicoides* L. und *Nepa cinereia* L. Das *Notonecta*-Auge besitzt eine Zone schärfsten Sehens, Binokularsehfeld, hohe Lichtstärke und gehört dem Appositionstyp an. Doch wenn dies alles nicht bekannt wäre, würde schon der bloße Anblick lehren, daß dieses hochentwickelte, große, feinfacettige, nach Lüdtke aus 3567 Facetten bestehende Sehorgan unmöglich die gleichen Funktionen zu verrichten haben kann, wie das unscheinbare, primitive, kaum differenzierte, sich lediglich aus 460 Facetten zusammensetzende *Nepa*auge. Die Versuche zeigen dann auch einwandfrei, daß bei *Nepa cinereia* L. dem Auge nur untergeordnete Bedeutung zukommt. Zugleich ist es interessant zu sehen, daß dieses Tier in einem ausgezeichneten Tast- und Erschütterungssinn einen wertvollen Ersatz findet.

Schauen wir noch einmal auf sämtliche soeben beschriebenen, den verschiedensten Ordnungen entstammenden Formen zurück (siehe auch Tabelle!), so können wir wohl formulieren: Bei räuberisch lebenden bezw. beutefangenden Insekten kommt, soweit sie dabei optisch geleitet werden, diese spezifische Lebensweise in der Morphologie und Physiologie der Augen klar zum Ausdruck. Auch haben wir gesehen, in welcher Weise dies geschieht. Ein Vergleich der behandelten Typen lehrt weiter, daß zwischen diesen eine weitgehende Aehnlichkeit oder Parallelität besteht. Es handelt sich in fast allen Fällen um den *Mantis*typ mit folgenden Merkmalen: Appositionsauge mit starker Pigmentierung, großes Gesichtsfeld, hohe Lichtstärke durch große Facettenzahl, zentralfrontal gelegene Zone schärfsten Sehens, binokulares Sehfeld und stattliche Entwicklung des Lobus opticus mit entsprechend kurzer Nervenbündelschicht. Zu ihm gehören demnach Mantiden, Calopterygiden, Asiliden, Cicindelen, viele Sphegiden und Notonectiden. Diesen gegenüber stehen Carabinen, Dytisciden und Nepiden sowie die Landwanze *Rhinocoris iracundus* Poda., deren Charakteristika

geringe Augengröße, niedrige Facettenzahl und somit geringe Lichtstärke, kleines Sehfeld, Fehlen der Zone schärfsten Sehens und z. T. des Binokularsehfeldes und schwache Entwicklung der optischen Ganglien mit relativ langer Nervenbündelschicht sind.

F. Zusammenfassung.

1. Die anatomisch-morphologische Untersuchung läßt im Komplexauge von *Mantis religiosa* L. ein zum Beutefang prädestiniertes Organ erkennen, was aus der Beschreibung des Bauplanes und der optischen Fähigkeiten des Auges hervorgeht.
2. Ein Tapetum findet sich bei *Mantis religiosa* L., *Polyspilota aeruginosa* Sauss. et Cehntn., *Tenodera superstitiosa* F., *Eremiaphila moreti* Bol. und in besonders ausgeprägtem Maße bei *Mantis japonica* Sauss.
3. Die achte, stark rudimentäre Sehzelle wurde auf sehr dünnen Schnitten der Augen von *Mantis religiosa* L. und *Sphodromantis bioculata* Burm. beobachtet.
4. Längen- und Winkelmessungen an Horizontal- und Sagittalschnitten von *Mantis religiosa* L. lassen eine ausgeprägte Zone schärfsten Sehens mit langen Ommatiden und geringen Einschlußwinkeln erkennen. Sie geht kontinuierlich in die großwinkligen, aber kurzommigen und kleinfacettigen Randgebiete über.
5. Eine noch weiter gehende Spezialisierung in Form einer „Stelle schärfsten Sehens in der Zone schärfsten Sehens“ findet sich im Auge von *Mantis japonica* Sauss. (Larve, 4. Häutung). Der Gedanke an ein Analogon zur *Fovea centralis* der Wirbeltiere liegt nahe.
6. Durch Messung an Horizontalschnitten von *Mantis religiosa* L. wurden binokulares Sehfeld und Abstand desselben vom Kopfe des Tieres bestimmt.
7. Zur vergleichenden Begutachtung der Lichtstärke wurden für *Mantis religiosa* L. die Corneadurchmesser der kleinsten und größten Facetten gemessen und die Gesamtanzahl der Facetten eines Auges bestimmt. Es wurde der Wert 8550 gefunden.
8. Das Auge der sich von den anderen untersuchten Formen infolge ihres kleinen Körperbaus und ihrer rudimentären Flügel auffällig unterscheidenden Wüstenformen *Eremiaphila*

moreti Bol. ist insofern abweichend, als sein Gesamtsehfeld, wie Messungen in horizontaler und vertikaler Richtung ergeben, größer ausfällt als z. B. das der weitaus stattlicheren *Mantis religiosa* L. Die Vergrößerung des *Eremiaphila*auges kommt vor allem den thorakalen Partien zugute.

9. Das Odonatenauge von *Calopteryx splendens* Harr. zeigt eine ausgeprägte Zone schärfsten Sehens, besitzt also eine Mittelregion mit engen Winkeln und großen Ommen.
10. Es wurden die Binokularsehfelder von *Calopteryx splendens* Harr. in horizontaler, dorsaler und ventraler Richtung und ihre Abstände vom Kopf des Tieres gemessen.
11. Die markanten Doppelaugen von *Aeschna cyanea* Müll. und besonders von *Sympetrum flaveolum* L. werden in Vertikalschnitten abgebildet und näher besprochen.
12. Während für *Calopteryx splendens* Harr. nur 7770 Facetten für das Einzelauge gezählt wurden, beträgt der entsprechende Wert für *Aeschna cyanea* Müll. 17690, wovon allein auf das engfacettige, ventral gelegene Seitenauge über 10000 entfallen.
13. Der Bauplan des Auges von *Laphria gibbosa* L., als Vertreter der Asiliden, wird einschließlich seiner optischen Ganglien näher beschrieben. Ommen- und Winkelmessungen zeigen einen gewaltigen Unterschied zwischen Frontalzone (Zone des schärfsten Sehens) und Randgebieten auf.
14. Binokulares Sehfeld horizontaler Richtung, sein Abstand und das horizontale Gesamtsehfeld von *Laphria gibbosa* L. wurden gemessen. Die Gesamtzahl der Facetten dieses Auges beträgt 10540.
15. Bauplan und Histologie der optischen Ganglien des Carabidenauges werden beschrieben. Es zeigt sich, daß zwischen Cicindelen- und Carabinenauge bezw. Dytiscidenauge ein beträchtlicher Unterschied besteht. So weisen sämtliche untersuchten Arten, nämlich *Calosoma sycophanta* L., *Carabus coriaceus* L., *Dytiscus marginalis* L. und *Cybister laterimarginalis* Geer. keine mittlere Zone schärfsten Sehens auf, wie man sie bei den Cicindelen vorfindet. Vielmehr würde die größte Sehschärfe bei ihnen, nach den Schnitten zu urteilen, in den frontalen und thorakalen Randzonen zu suchen sein. Im weiteren Gegensatz zu *Cicindela* läßt sich bei Carabinen und Dytisciden kein binokulares Sehfeld feststellen.

16. Die Krummbiegelsche Ansicht, daß heimische Nachttiere unter den Carabinen gegenüber Tagtieren durch eine konische Zuspitzung des Auges gekennzeichnet seien, konnte nicht bestätigt werden, zumal sie auf der Ansicht basiert, die Abflachung des Auges gehe inneranatomisch auf eine Kürze der Cornealinsen und Kristallkegel an den seitlichen Augenflächen im Vergleich zum Pole zurück.
17. Es wurden die Gesamtsehfelder horizontaler Richtung gemessen. Sie ergeben der Größe nach geordnet eine Reihe, die mit *Cicindela silvatica* L. beginnt, über *Calosoma sycophanta* L., *Carabus coriaceus* L. weiterführt und mit den Dytisciden endet. — Für die Anzahl der Facetten des Einzelauges von *Calosoma sycophanta* L. wurde der Wert 3620 ermittelt.
18. Auch Versuche und Beobachtungen zeigen, daß Carabinen und Dytisciden keine Augentiere sind, d. h. im Gegensatz zu den Cicindelen beim Nahrungserwerb nicht von Gesichtswahrnehmungen geleitet werden; diese vielmehr durch Chemorezeption und Tastsinn weitgehend ersetzt werden.
19. Anatomie und optische Ganglien des Auges eines Vertreters der Sphegiden, *Bembex rostrata* L., werden beschrieben. Es zeigt sich, daß das Bembexauge bereits weit vom Typ des Bienenauges entfernt ist, eine ausgesprochene Zone schärfsten Sehens im medialfrontalen Teil des Auges besitzt, und unter einem Winkel von 35° ein Binokularsehfeld vorhanden ist.
20. Das Gesamtsehfeld von *Bembex rostrata* L. beträgt in vertikaler Richtung 235°; die Anzahl der Facetten des Einzelauges 10700.
21. Augenbau, Pigmentierung und optische Ganglien der Nepiden werden kurz beschrieben. Betreffs der optischen Leistungsfähigkeit der untersuchten Formen steht *Notonecta glauca* L. mit seinem großen, gut differenzierten Auge weit an der Spitze. Es folgen in Abständen *Ranatra linearis* L. und *Nepa cinereа* L. bezw. *Naucoris cimicoides* L., die beide recht primitive Sehorgane besitzen. Die Maße für die Gesamtsehfelder in vertikaler Richtung bestätigen insofern diese Reihenfolge, als *Notonecta glauca* L. das weitaus größte und *Naucoris cimicoides* L. das kleinste aufweist. Binokulare Sehfelder sind bei sämtlichen untersuchten Formen vorhanden. Mit 460 Facetten wurde für das Auge von *Nepa cinereа* L. der in diesem Zusammenhang überhaupt kleinste Wert gewonnen.

22. Aus der Länge der Nervenbündelschicht und der Ausbildung der optischen Ganglien lassen sich Rückschlüsse auf die optischen Fähigkeiten und somit auf die Lebensweise des betreffenden Tieres ziehen. So besitzt die schlecht sehende *Nepa cinerea* L. eine verhältnismäßig sehr lange Nervenbündelschicht und kleine Ganglien, während *Notonecta glauca* L. als Augentier sehr große Ganglien und eine ungewöhnlich kurze Nervenbündelschicht zeigt. Dem Notonectatypus entsprechend verhalten sich Mantiden und Odonaten, Asiliden und Cicindelen, sowie die Sphegiden und von diesen wieder besonders *Bembex rostrata* L., während die Carabinen, Dytisciden, die Mordwanze *Rhinocoris iracundus* Poda. und die restlichen Wasserwanzen als mehr oder minder schlechte Augentiere mehr den Nepatyp verkörpern.
23. Aus den Vorversuchen des physiologischen Teils geht als Endergebnis hervor, daß *Mantis religiosa* L. sich beim Beutefang rein optisch orientiert, die Dytisciden dabei hauptsächlich von chemischen Reizen geleitet werden und für *Nepa cinerea* L. der Tastsinn, mit dem auch Erschütterungen wahrgenommen werden, von ausschlaggebender Bedeutung ist.
24. Zur Feststellung der Funktion bestimmter Augenteile von *Mantis religiosa* L. werden Versuche mit ein- und beidäugig partiell lackierten Tieren angestellt.
25. Versuche mit einäugig ganz bezw. medialfrontal geblendeten Mantiden zeigen, daß die Tiere nicht mehr in der Lage sind, ihre Beute sicher einzufangen. Wiederholte Fehlschläge und ständiges Verkennen des richtigen Augenblicks des Zuschlagens (Zögern und Durchlaufenlassen des Beutetiers) lassen auf eine empfindliche Störung der Entfernungslokalisation schließen, woraus hervorgeht, daß diese eine binokulare ist. An ihre Stelle tritt zuweilen ein — wenn auch mangelhafter — Ersatz in Form von monokularen Fixierversuchen, bei denen das gesunde, unlackierte Auge dem Beutetier unter lateraler Abbiegung des Prothorax bis auf 0,5 bezw. 0,3 cm genähert werden kann.
26. Entsprechend den Baldusschen Libellenlarven scheint auch für die Mantiden eine 5 cm-Zone zu bestehen, in der sie die weitaus lebhaftesten Reaktionen zeigen. Diese werden indessen nur durch sich bewegende Objekte ausgelöst und sind in ihrer Intensität je nach Beweglichkeit der Beute und Hunger der *Mantis* verschieden. Auch für das *Mantis*auge

nimmt die Deutlichkeit eines herannahenden Objektes kontinuierlich zu und scheint bei 2—3 cm ihren Maximalwert zu erreichen (die durchschnittliche Länge der Raubbeine liegt bei 4,5 cm), denn in dieser Entfernung wird gewöhnlich die Reizschwelle überschritten und der Fangreflex ausgelöst.

27. Bei sämtlichen Mantiden wurde beim Fixieren einer Beute oder eines Gegenstandes ein mehr oder minder ausgeprägtes Pendeln, das mit zunehmender Entfernung stärker wird, beobachtet. Da dieses Pendeln nur Tieren zukommt, deren binokulares Gesichtsfeld unbeweglich ist, die also keine spontanen Augenbewegungen besitzen, liegt es nahe, hier an eine Art Peilen, d. h. ein von mehreren Seiten Ins-Auge-Fassen zu denken, was einem primitiven sterischen Sehen gleich kommt

Tabelle der Merkmale näher untersuchter Formen.

	Appositions- oder Superpositionstyp	Zone schärfsten Sehens	Binokul. Sehfeld	Anzahl der Facetten	Größe der Sehfelder
Mantis religiosa L.	Appositionsauge	vorhanden	vorhanden	8550	horiz. 231° vertik. 245°
Calopteryx splendens Harr.	Appositionsauge	vorhanden	vorhanden	7770	horiz. 230° vertik. 278°
Aeschna cyanea Müll.	Appositionsauge	Doppelauge	vorhanden	17690	—
Laphria gibbosa L.	Appositionsauge	vorhanden	vorhanden	10540	horiz. 196°
Cicindela silvatica L.	Appositionsauge	vorhanden	vorhanden	—	horiz. 189°
Calosoma sycophanta L.	Appositionsauge	fehlt	fehlt	3620	horiz. 134°
Carabus coriaceus L.	Uebergang zum Superpositionstyp	fehlt	fehlt	—	horiz. 123°
Dytiscus marginalis L.	Superpositionstyp	fehlt	fehlt	—	horiz. 108°
Cybister laterimarginalis Geer.	Superpositionstyp	fehlt	fehlt	—	horiz. 102°
Bembex rostrata L.	Appositionstyp	vorhanden	vorhanden	10690	vertik. 235°
Nepa cinerea L.	Appositionsauge	fehlt	vorhanden	460	vertik. 184°
Notonecta glauca L.	Appositionsauge	vorhanden	vorhanden	nach Lüdtke 3567	vertik. 280°

Tabelle der Merkmale näher untersuchter Formen.

(Fortsetzung.)

	Stellung der Augen im Kopf	Größe der Nervenbündelschicht	Opt. Gangl.	Orientierung beim Beutefang
Mantis religiosa L.	frontal	kurz	rel. groß	durch Augen
Calopteryx splendens Haar.	frontal-lateral	sehr kurz	sehr groß	durch Augen
Aeschna cyanea Müll.	frontal, dorsal zusammenlaufend	sehr kurz	sehr groß	durch Augen
Laphria gibbosa L.	frontal	sehr kurz	sehr groß	durch Augen
Cicindela silvatica L.	frontal-lateral	sehr kurz	rel. groß	durch Augen
Calosoma sycophanta L.	lateral	rel. lang	klein	d. Chemorezeption Tastreize u. Augen?
Carabus coriaceus L.	lateral	lang	klein	hauptsächlich d. Chemorezeption u. Tastreize. (Dämmerungstier!)
Dytiscus marginalis L.	lateral, wenig vorgewölbt	sehr lang	klein	d. Chemorezeption Tast- u. Erschütterungsreize! (Nachtier!)
Cybister laterimarginalis Geer.	lateral, wenig vorgewölbt	sehr lang	klein	wie *Dytiscus*
Bembex rostrata L.	frontal	kurz	groß	durch Augen
Nepa cinerea L.	frontal-lateral bezw. dorsal	strangförmig sehr lang	sehr klein	durch Tast- u. Erschütterungssinn, ergänzt d. Augen u. Chemorezeption.
Notonecta glauca L.	frontal-lateral	sehr kurz	groß	durch Augen?

G. Literatur.

1. Baldus, K. Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Z. vergl. Physiol. 3, 1926, S. 475—505.
2. Bartels, K. O. Belauschtes Leben. Berlin-Lichterfelde, Bermühler-Verl.
3. Baumgärtner, H. Der Formsinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. 7, 1928, S. 56—143.
4. Bedau, K. Das Facettenauge der Wasserwanzen. Z. Zoolog. 67, 1911, S. 417—456.

5. Bischoff, H. Biologie der Tiere Deutschlands. Hymenoptera II, Lfg. 8, Teil 42, 1923, S. 417—456.
6. Bozler, E. Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten. Z. vergl. Physiol. 3, 1926, S. 145—182.
7. Demoll, R. Die Sinnesorgane der Arthropoden. Braunschweig 1917.
8. — Gelegentliche Beobachtungen an Libellen. Biol. Zentralbl. 33, 1913, S. 727—733.
9. Dietrich, W. Die Fazettenaugen der Dipteren. Z. Zool. 92, 1909, S. 465—539.
10. Exner, S. Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig 1891.
11. Friedrichs, H. F. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Sehorgane der Cicindelen. Z. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere. Abtlg. Wissensch. Biol. 21, 1931, S. 1—172.
12. Frisch v., K. Aus dem Leben der Biene. 2. Aufl., Springer. Berlin 1931.
13. Gaffron, M. Untersuchungen über Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Z. vergl. Physiol. 20, 1934, S. 299—337.
14. Geyer, K. Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren. Zool. Anz. 39, 1912, S. 375—386.
15. Grenacher, H. Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
16. Günther, K. Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*. Z. Zool. 100, 1912, S. 60—115.
17. Hesse, R. Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
18. Horn, W. 2000 Zeichnungen von Cicindelen. Entomol. Beihefte 5, 1938.
19. Hüsing, J. Beziehungen zwischen Augenbau und Lebensweise bei einigen Raubkäfern der Familie Carabidae. Dissert. Landsberg (Warthe) 1937.
20. Kirchhoffer, O. Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. 2, 1908.
21. Krumbiegel, I. Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jahrb. 65, 1932, S. 183—280.
22. — Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung, ein Beitrag zum Problem der Artbildung und der geographischen Variation. Zool. Jahrb. 68, 1936, S. 105—204.
23. Kühn, A. Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919.
24. Kuhn, O. Die Fazettenaugen der Landwanzen und Cicaden. Z. Morphol. u. Oekol. 5, 1926, S. 489—558.
25. Lengerken v., H. Biologie der Tiere Deutschlands. Coleoptera 4, Lfg. 12, Teil 40, 1927, S. 169—346.
26. Liche, H. Beobachtungen über das Verhalten der Wasserläufer (Gerridae, Hemiptera heteroptera). Bull. intern. Ac. polon. S. B. II, Nr. 8—10, 1936, S. 526—546.
27. Lüdtke, H. Die Funktion waagrecht liegender Augenteile des Rückenschwimmers und ihr ganzheitliches Verhalten nach Teillackierung. Z. vergl. Physiol. 22, 1935, S. 67—118.
28. Müller, J. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.

29. Portillo, I. del. Beziehungen zwischen den Oeffnungswinkeln der Ommatidien, Krümmung und Gestalt und ihrer funktionellen Aufgabe. Z. vergl. Physiol. 23, 1936, S. 100—145.
30. Roeder, K. D. The control of tonus and lokomotor activity in the preying mantis (*Mantis religiosa* L.). Journ. Exper. Zool. 76, 1937, S. 353—374.
31. Sälzle, K. Untersuchungen an Libellenlarven über das Sehen bewegter Objekte. Z. vergl. Physiol. 18, 1932, S. 347—368.
32. Schaller, A. Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Wasserkäfern und Fischen. Z. vergl. Physiol. 4, 1926, S. 370—464.
33. Schultze, M. Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
34. Tinbergen, N. Ueber die Orientierung des Bienenwolfs (*Philantus triangulum*). Z. vergl. Physiol. 16, 1932, S. 305—334.
35. Werer, H. Biologie der Hemipteren. Berlin 1930.
36. Yamanoûti, T. Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm Biol. generalis (Wien) 12, Lief. 1, 1936, S. 126—142.
37. Zimmer, C. Die Facetten der Ephemeriden. Z. Zool. 63, 1898, S. 236—262.
38. Zimmermann, K. Ueber die Fazettenaugen der Libelluliden, Phasmiden und Mantiden. Zool. Jahrb. 37, 1913, S. 1—32.

Tabelle 1.

Längen- und Winkelverhältnisse der Ommen eines horizontal geschnittenen Auges von *Mantis religiosa* L.

Omma [1] Nr.	Gesamt-Länge	L. d. Krke.	L. d. Cornea	Winkelwerte	Omma Nr.	Gesamt-Länge	L. d. Krke.	L. d. Cornea	Winkelwerte
1	0,48	0,19	0,09		41	0,62	0,18	0.05	
2	0,47	0,19	0,08		42	0,62	0,18	0,05	
3	0,48	0,19	0,07	I = 21°	43	0,63	0,18	0,05	IX = 19°
4	0,51	0,19	0,07		44	0,60	0,17	0,05	
5	0,54	0,19	0,07		45	0,58	0,16	0,05	
6	0,55	0,18	0,07		46	0,56	0,16	0,04	
7	0,57	0,18	0,07		47	0,56	0,16	0,04	
8	0,57	0,17	0,07	II = 10°	48	0,55	0,16	0,04	X = 19°
9	0,59	0,17	0,06		49	0,56	0,16	0,04	
10	0,63	0,19	0,06		50	0,55	0,16	0,04	
11	0,63	0,19	0,06		51	0,55	0,16	0,04	
12	0,64	0,19	0,06		52	0,54	0,15	0,04	
13	0,66	0,20	0,06	III–11°	53	0,54	0,15	0,04	XI = 23°
14	0,67	0,20	0,06		54	0,54	0,15	0,04	
15	0,69	0,20	0,06		55	0,52	0,14	0,04	
16	0,70	0,20	0,06		56	0,52	0,14	0,04	
17	0,73	0,22	0,06		57	0,52	0,14	0,04	
18	0,74	0,22	0,06	IV – 8°	58	0,51	0,14	0,04	XII–21°
19	0,75	0,23	0,06		59	0,51	0,14	0,04	
20	0,76	0,23	0,06		60	0,52	0,14	0,04	
21	0,79	0,24	0,06		61	0,54	0,04	0,15	
22	0,79	0,24	0,06		62	0,53	0,04	0,14	
23	0,80	0,24	0,06	V = 5°	63	0,53	0,04	0,14	XIII=22°
24	0,80	0,24	0,06		64	0,53	0,04	0,14	
25	0,81	0,25	0,06		65	0,55	0,04	0,15	
26	0,81	0,25	0,06		66	0,54	0,04	0,14	
27	0,80	0,24	0,06		67	0,56	0,04	0,14	
28	0,79	0,24	0,06	VI = 11°	68	0,56	0,04	0,13	XIV = 15°
29	0,80	0,25	0,06		69	0,56	0,04	0,13	
30	0,77	0,24	0,06		70	0,56	0,04	0,12	
31	0,74	0,23	0,06		71	0,58	0,04	0,12	
32	0,72	0,22	0,06		73	0,59	0,04	0,12	
33	0,71	0,20	0,06	VII–11°	73	0,61	0,05	0,12	XV = 20°
34	0,69	0,20	0,06		74	0,62	0,05	0,11	
35	0,69	0,20	0,06		75	0,62	0,06	0,11	
36	0,67	0,20	0,05						
37	0,67	0,20	0,05						
38	0,66	0,20	0,05	VIII=15°					
39	0,64	0,19	0,05						
40	0,63	0,19	0,05						

1) Die einzelnen Ommen zählen bei Horizontalschnitten stets von frontal nach thorakal, bei Vertikalschnitten (Tab. 2) von dorsal nach ventral.

Tabelle 2.

Längen- und Winkelverhältnisse der Ommen eines vertikal (kopfsagittal) geschnittenen Auges von *Mantis religiosa* L.

Omma Nr.	Gesamt-Länge	Winkelwerte	Omma Nr.	Gesamt-Länge	Winkelwerte	Omma Nr.	Gesamt-Länge	Winkelwerte
1	0,27		41	0,33		81	0,75	
2	0,27		42	0,34		82	0,75	
3	0,27	3°	43	0,36	17°	83	0,74	10°
4	0,27		44	0,36		84	0,74	
5	0,28		45	0,37		85	0,73	
6	0,28	8°5)	46	0,38	34°	86	0,72	17°
7	0,28		47	0,39		87	0,70	
8	0,29	5°	48	0,39	17°	88	0,70	7°
9	0,29		49	0,40		89	0,69	
10	0,30		50	0,41		90	0,68	
11	0,30		51	0,42		91	0,66	
12	0,30		52	0,43		92	0,65	
13	0,31	7°	54	0,44	10°	93	0,64	10°
14	0,31		54	0,46		94	0,63	
15	0,32		55	0,48		95	0,62	
16	0,31	15°	56	0,49	21°	96	0,62	20°
17	0,32		57	0,50		97	0,61	
18	0,32	8°	58	0,50	11°	98	0,60	10°
19	0,32		59	0,52		99	0,60	
20	0,32		60	0,53		100	0,59	
21	0,33		61	0,55		101	0,60	
22	0,32		62	0,58		102	0,60	
23	0,32	6°	63	0,60	16°	103	0,59	17°
24	0,33		64	0,60		104	0,60	
25	0,33		65	0,62		105	0,60	
26	0,32	16°	66	0,64	26°	106	0,60	35°
27	0,32		67	0,66		107	0,60	
28	0,33	10°	68	0,68	10°	108	0,61	18°
29	0,33		69	0,70		109	0,61	
30	0,32		70	0,71		110	0,61	
31	0,33		71	0,71		111	0,61	
32	0,33		72	0,72		112	0,62	
33	0,32	10°	73	0,73	4°	113	0,64	18°
34	0,33		74	0,74		114	0,66	
35	0,32		75	0,74		115	0,68	
36	0,32	26°	76	0,74	9°			
37	0,32		77	0,75				
38	0,33	16°	78	0,76	5°			
39	0,33		79	0,76				
40	0,33		80	0,75				

5) Die Winkelwerte der einzelnen Fünfergruppen wurden der Uebersichtlichkeit halber und zum Vergleich mit denen anderer Autoren nochmal zu solchen von Zehnergruppen zusammengefaßt. Mit der auf S. 91 als dorsal bezeichneten Zone sind auch vor allem die Zehnergruppen 4 und 5 gemeint.

Lebenslauf.

Am 2. September 1912 wurde ich, Adolf Zänkert, als Sohn des Registrators Gustav Zänkert und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Pirnack in Frankfurt (Oder) geboren. Ich bin deutscher Staatsangehöriger und evangelischer Konfession. Bereits in meiner Schulzeit, während der ich das Realgymnasium zu Frankfurt (Oder) und später die Albrecht-Dürer-Oberrealschule zu Berlin-Neukölln besuchte, widmete ich mich biologischen, speziell ornithologischen Studien, die ich zusammen mit meinem Freunde Gerhard Thiede in wissenschaftlichen Zeitschriften veröffentlichte. Im Februar 1934 verließ ich mit dem Zeugnis der Reife die Albrecht-Dürer-Oberrealschule und begann nach einem halben Jahre freiwilligen Arbeitsdienstes im Fürstenwalde (Spree) im November 1934 mit dem Studium der Naturwissenschaften an der Universität Berlin. Ich hörte Vorlesungen und Uebungen bei den Herren Professoren und Dozenten Boettger, Deegener, Diels, Hämmerling, Henke, Herter, Hesse, Kolkwitz, Krebs, Markus, Niedermayer, Pilger, Quenstedt, Schlenk, Schmidt, Schönichen, Seidel, Spranger, Stieve, Trendelenburg, Wundsch, Zimmer. Im Jahre 1936 nahm ich an einer Arbeitsgemeinschaft unter Leitung des Herrn Dr. von Holst teil, während der ich zwei Monate an der Zool. Station zu Neapel arbeitete.